ACADÉMIE DE MONTPELLIER

UNIVERSITÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

THESE

présentée à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc
pour obtenir le grade de Docteur d'Etat – Mention SCIENCES

PHOTORECEPTION ET MECANISMES REGULATEURS DU REFLEXE PHOTOSEXUEL : ETUDE CHEZ LA CAILLE

par

Jacques OLIVER

Soutenue le 23 Juin 1979 devant la Commission d'Examen.

JURY : MM.

J.D.	BAYLÉ		Président
I.	ASSENMACHER		
H.G.	HARTWIG	Professeur à l'Université de Giessen	Examinateurs
Cl.	KORDON	Maître de Recherche au C.N.R.S. – PARIS	
J.D.	VINCENT	Professeur à l'Université de BORDEAUX II	

ATELIER DUPLICATION
– U.S.T.L. –

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546012_0032

ACADÉMIE DE MONTPELLIER

UNIVERSITÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

THESE

présentée à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc
pour obtenir le grade de Docteur d'Etat – Mention SCIENCES

PHOTORECEPTION ET MECANISMES REGULATEURS DU REFLEXE PHOTOSEXUEL : ETUDE CHEZ LA CAILLE

par

Jacques OLIVER

Soutenue le 23 Juin 1979 devant la Commission d'Examen.

JURY : MM.	J.D.	BAYLÉ		Président
	I.	ASSENMACHER		
	H.G.	HARTWIG	Professeur à l'Université de Giessen	Examinateurs
	CI.	KORDON	Maître de Recherche au C.N.R.S. – PARIS	
	J.D.	VINCENT	Professeur à l'Université de BORDEAUX II	

ATELIER DUPLICATION
– U.S.T.L. –

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

U N I V E R S I T E
DES SCIENCES ET TECHNIQUES
DU LANGUEDOC

L I S T E D E S P R O F E S S E U R S

Président : L. THALER

Vices-Présidents :
MM. CORRIU, PIETRASANTA et NOUAZE.

Doyens Honoraires à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc :
P. MATHIAS
B. CHARLES
A. CASADEVALL.

Président Honoraire :
P. DUMONTET.

Professeurs Honoraires de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc

- R. JACQUES	- Ch. BOUHET	- Ch. SAUVAGE
- M. CASTERAS	- J. SALVINIEN	- J.M. MORETTI
- E. TURRIERE	- M. MOUSSERON	- G. COUCHET
- C. CAUQUIL	- P. CHATELAIN	- P. DEMANGEON.
- G. DENIZOT	- A.M. VERGNOUX	
- J. GRANIER	- E. KAHANE	

Secrétaire Général :
E. SIAU

Professeurs titulaires:

- M. J. AVIAS ..... Géologie
- M. JJ. MOREAU ..... Mécanique rationnelle

- M. B. CHARLES ..... Mathématiques Pures
- M. R. JOUTY ..... Physique
- M. R. LEGENDRE ..... Zoologie
- M. I. ASSENMACHER ..... Physiologie Animale
- M. Ch. ROUMIEU ..... Analyse supérieure
- M. J. ROBIN ..... Physique
- M. B. PISTOULET ..... Physique
- M. A. POTIER ..... Chimie Minérale
- M. R. LAFONT ..... Physique
- M. R. JACQUIER ..... Chimie
- M. J. FALGUEIRETTES..... Minéralogie
- M. J. REGNIER ..... Chimie
- Mme J. CHARLES ..... Mathématiques
- M. J. ROUZAUD ..... Chimie
- M. P. CAILLON ..... Physique
- M. H. CHRISTOL (*E.N.S.C.M.*) ..... Chimie
- M. H. ANDRILLAT ..... Astronomie
- Mme G. VERNET ..... Biologie Animale
- M. L. CECCHI ..... Physique
- M. L. EUZET ..... Zoologie
- M. C. DELOUPY ..... Physique
- M. M. MATTAUER ..... Géologie
- M. M. SAVELLI ..... Physique
- M. R. MARTY ..... Psychophysiologie
- M. A. BONNET ..... Botanique
- M. G. LAMATY ..... Chimie
- Mme S. ROBIN ..... Physique
- M. R. CORRIU ..... Chimie
- Mme N. PARIS ..... Physiologie Végétale
- M. J. ZARZYCKI ..... Sciences des Matériaux
- M. M. MAURIN ..... Chimie Minérale
- M. L. THALER ..... Paléontologie
- M. S. GROMB ..... Chimie Physique
- M. JV. ZANCHETTA ..... Chimie Générale
- M. P. SABATIER ..... Mathématiques
- M. F. SCHUE ..... Chimie Organique
- M. E. GROUBERT ..... Physique

- M. Ch. CASTAING ..... Mathématiques
- M. M. ROUZEYRE ..... Physique
- M. F. PROUST ..... Géologie
- M. J. PARIS ..... Biologie Animale
- M. A. GROTHENDIECK ..... Mathématiques
- M. C. DURANTE ..... Physique
- M. G. BOUGNOT ..... Physique
- M. G. LECOY ..... E. E. A.
- M. R. GAUFRES ..... Chimie
- M. JD BAYLE ..... Physiologie Animale
- M. JL IMBACH ..... Chimie
- M. JP FILLARD ..... E. E. A.
- M. N. ROBY ..... Mathématiques
- M. Ph JEANTEUR ..... Biochimie
- M. M. AMANIEU (I.S.I.) ..... Hydrologie et Mariculture
- M. A. COMMEYRAS ..... Chimie Organique

Professeurs sans Chaire :

- M. G. TOURNE ..... Chimie
- M. J. REMY ..... Géologie
- Mme H. GUASTALLA ..... Biologie physico-chimique
- M. R. LENEL ..... Biologie Animale
- M. A. BASSOMPIERRE ..... Physique
- M. R. JONARD ..... Botanique
- M. R. CANO (I.U.T.) ..... Mesures Physiques
- M. P. MOLINO ..... Mathématiques
- M. J. LEGRAND ..... Physiologie Animale
- M. J. D'AUZAC ..... Physiologie Végétale
- M. G. BOUIX ..... Zoologie
- M. M. DENIZOT ..... Biologie Végétale
- M. B. BRUN ..... Chimie Physique
- M. L. GIRAL ..... Chimie Organique
- M. JP QUIGNARD ..... Zoologie
- M. Ph VIALLEFONT ..... Chimie
- M. A. RAIBAUT ..... Zoologie

- M. P. VITSE ..... Chimie Minérale
- M. J. GRIMAUD (*E.N.S.C.M.*) ..... Chimie
- M. J. GARCIA (*I.U.T.-NIMES*) ..... Génie Mécanique
- M. P. LOUIS ..... Géophysique Appliquée
- M. Cl BOCQUILLON ..... Hydrologie
- M. A. DONNADIEU ..... Physique
- M. M. LEFRANC ..... Mathématiques
- M. G. MASCHERPA ..... Chimie
- M. C. GOUT ..... Physique
- M. JP TRILLES ..... Biologie Appliquée
- M. F. HALLE ..... Biologie Végétale
- M. G. BORDURE ..... Génie Electrique
- M. JP NOUGIER ..... Electronique
- M. M. GODRON ..... Ecologie Végétale
- M. L. LASSABATERE ..... E. E. A.
- M. J. LAPASSET ..... Physique - Mesure physi
- M. M. AVEROUS ..... Physique - Génie électr
- M. G. MAURY ..... Chimie
- M. G. LOUPIAS ..... Mathématiques
- M. R. BEN AIM (*I.S.I.*) ..... Génie chimique et Traitement des Eaux.

Professeurs Associés :

- M. M. MICALI ..... Mathématiques
- M. H. BILGER ..... Physique
- M. G. AUBERSON ..... Mathématiques.

Professeurs associés d'Université :

- M. L. DAUZIER ..... Physiologie Animale
- M. GALZY ..... Biochimie
- M. C. MAURIN ..... Biologie Animale
- M. R. SENOUILLET ..... Economie et Gestion
- M. E. SERVAT ..... Géologie
- M. C. VAGO ..... Biologie Animale
- Mme M. VAN CAMPO ..... Biologie Végétale
- M. E. VERDIER ..... Chimie
- M. F. WINTERNITZ ..... Chimie.

Maîtres de Conférences :

- M. R. HAKIM ..... Mathématiques
- M. F. LAPSCHER ..... Mathématiques
- M. J. CROUZET (*I.S.I.*) ..... Biochimie Appliquée
- Mle M. LEVY (*I.U.T.*) ..... Chimie
- M. J. LAGARRIGUE (*I.U.T.*) ..... Biologie Appliquée
- M. Cl DROGUE (*I.S.I.*) ..... Hydrogéologie
- M. P. GENESTE (*E.N.S.C.M.*) ..... Chimie Physique Appliquée

- M. J. CHEFTEL (*I.S.I.*) ..... Biochimie Appliquée à l'Alimentation.

- M. Y. PIETRASANTA (*E.N.S.C.M.*) ..... Chimie Appliquée

- M. B. LEMAIRE (*I.S.I.*) ..... Mathématiques Appliquées Informatique.

- M. H. MATHIEU (*I.S.I.*) ..... E. E. A.
- M. M. VALADIER ..... Mathématiques
- M. JL ROBERT (*I.U.T. - NIMES*) ..... Génie électrique
- M. O. MAISONNEUVE ..... Mécanique
- M. R. BRUNEL ..... Physique
- M. M. CADENE ..... Physique
- M. P. DELORD ..... Physique
- M. A. PAVIA ..... Chimie
- M. JM BESSIERES ..... Chimie
- M. JP BARD ..... Géologie
- M. P. JOUANNA (*I.U.T. - NIMES*) ..... Génie Civil

- M. P. BESANCON (*I.S.I.*) ..... Physiologie de la nutrition appliquée à l'alimentation.

- M. Y. NOUAZE ..... Mathématiques
- M. J. PETRISSANS ..... Chimie

- M. JY GAL ..... Chimie analytique appliquée.

- M. C. BENOIT ..... Physique
- M. H. GIBERT (*I.S.I.*) ..... Génie Alimentaire
- M. A. LIEGEOIS (*I.S.I.*) ..... Automatique
- M. L. COT (*E.N.S.C.M.*) ..... Chimie
- M. B. TARODO DE LA FUENTE (*I.S.I.*) ..... Biochimie Appliquée e Techniques des Matièr alimentaires.
- M. Y. ESCOUFIER ..... Informatique
- M. A. SANS ..... Psychophysiologie
- M. G. DURAND ..... Chimie
- M. B. FILLIATRE (*I.S.I.*) ..... Informatique et Gesti
- M. JJ MACHEIX ..... Physiologie Végétale
- M. P. HINZELIN ..... Génie Civil
- M. Cl BOKSENBAUM ..... Informatique
- M. G. CAMBON (*I.S.I.*) ..... E. E. A.
- M. J. FERRIE (*I.S.I.*) ..... Informatique
- M. E. AKUTOWICZ ..... Mathématiques
- M. D. AUVERGNE (*I.S.I.*) ..... E. E. A.
- M. B. LEBLEU ..... Biochimie

Maître de Conférences agrégé :

- M. R. REIX ..... Sciences de Gestion.

Maîtres de Conférences Associés :

Néant.

Chargé d'Enseignement :

Néant.

Chargé des fonctions de Maître de Conférences :

- M. G. SAUMADE (*I.U.T.*) ..... G. E. A. (*Economie des entreprises*).

Chargés de Cours :

- M. M. MOUTON (*I.U.T.*) ..... Economie et Gestion
- M. Ph FOUCOU (*I.U.T.*) ..... Sciences économiques.

A mes parents,

A ma famille,

A tous mes amis.

A Monsieur le Professeur Jean-Dominique BAYLÉ,
Professeur à l'Université des Sciences et Techniques
du Languedoc. Montpellier .

Il y a bientôt dix ans que vous me faisiez le très grand honneur de m'accueillir dans votre Laboratoire et ce n'est pas sans émotion que je pense à toutes ces années de travail passées à vos côtés car vous n'avez cessé de guider mes premiers pas de chercheur.

L'intérêt que vous avez porté, jour après jour, au travail que vous m'avez confié ainsi que vos précieux conseils m'ont toujours stimulé.

Qu'il me soit permis d'apporter ici un témoignage de votre extraordinaire enthousiasme pour la Recherche et de la qualité de votre Enseignement.

Que ce mémoire, que vous avez inspiré et constamment guidé, soit l'expression de ma profonde et respectueuse gratitude.

A Monsieur le Professeur Ivan ASSENMACHER,
Professeur à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc. Montpellier .

Vous avez joué un rôle essentiel dans ma formation de physiologiste.

Qu'il me soit permis de rendre ici témoignage à l'exceptionnelle richesse de votre enseignement.

Je suis particulièrement heureux de vous voir associé à ce Jury, et je vous prie de bien vouloir trouver ici, l'expression de ma profonde admiration.

A Monsieur le Professeur Hans-Georg HARTWIG de l'Université Justus Liebig, GIESSEN .

Je vous suis très reconnaissant d'avoir bien voulu faire l'examen critique de mes incursions dans un domaine qui est le vôtre, celui de l'Histophysiologie et de la Neuroendocrinologie aviaires.
L'étendue de votre savoir et votre passion de la recherche sont, pour moi, un enrichissement.

Je suis très conscient de l'honneur que vous me faites en acceptant de juger ce travail.

Qu'il me soit permis de vous adresser ici mes plus vifs remerciements .

A Monsieur Claude KORDON,
Maître de recherche au C.N.R.S.,
Directeur de l'Unité de Neuroendocrinologie INSERM, U. 159,

Depuis de longues années, vous êtes l'un des artisans du développement de la Neuroendocrinologie expérimentale.

Votre participation à ce Jury en tant que rapporteur et vos appréciations personnelles sur ce travail constitueront pour moi une source précieuse d'encouragements.

Je vous prie de bien vouloir trouver ici le témoignage de ma respectueuse et bien vive reconnaissance.

A Monsieur le Professeur Jean-Didier VINCENT,
Professeur à l'Université de BORDEAUX II.

En 1971, vous m'avez généreusement ouvert les portes de votre Laboratoire et vous avez considérablement élargi le champ de mes connaissances dans le domaine de la Neurophysiologie.

J'ai été particulièrement sensible à l'accueil que j'ai toujours trouvé auprès de vous comme auprès de vos collaborateurs.

Votre présence dans ce Jury et vos appréciations personnelles sur ce travail, constituent et constitueront pour moi un très précieux stimulant pour les recherches de demain.

Je désire que vous trouviez ici, le témoignage de ma reconnaissance et de mon dévouement.

J'adresse mes vifs remerciements à Messieurs les Professeurs Louis EUZET et Jacques LEGRAND qui m'ont permis de mener à bien le contrôle histologique de ces recherches en mettant à ma disposition le matériel scientifique des Laboratoires de Parasitologie comparée et de Physiologie comparée.

Je tiens à associer dans ma gratitude tous les collègues et amis dont les conseils et les encouragements m'ont été d'un grand secours.
Si je ne puis tous les remercier individuellement, qu'ils sachent bien tout le plaisir que j'ai eu à travailler en collaboration avec eux. Je tiens pourtant à adresser mes remerciements tout particuliers à certains d'entre eux :
- A mes collègues Christian BOUILLÉ, Serge HERBUTÉ et Fred RAMADE pour leur amicale coopération et l'apport de leur minutie dans la mise au point des techniques expérimentales.
- A Monique JALLAGEAS, Nicole MAS et Bernard KERDELHUÉ qui ont assuré la responsabilité des dosages radioimmunologiques.
- A Madame Janine NOUGUIER qui m'a fait bénéficier de ses conseils pour la réalisation du traitement mathématique des données expérimentales.
- A Messieurs J. BERNARD (Laboratoires Lumina) et P. CARO (C.N.R.S. Bellevue) pour la réalisation du matériau radiophosphorescent.
- A Mademoiselle Françoise IBOS qui a assuré la coloration des coupes histologiques et a participé au tirage de l'illustration photographique.
- A Monsieur Georges GARCIA qui a effectué l'illustration graphique de ce travail.
- A Monsieur Gaston LECHAT qui a soigné les animaux avec dévouement.

S O M M A I R E

Page

INTRODUCTION..... 1

MATERIEL ET METHODES..... 11

I - ANIMAUX D'EXPERIENCE. CONDITIONS GENERALES D'ELEVAGE..... 12

II - TECHNIQUES CHIRURGICALES..... 14

A - ANESTHESIE..... 14

B - LAPAROTOMIE EXPLORATRICE..... 14

C - SECTION DES NERFS OPTIQUES (ONX)..... 14

D - HEMISPHERECTOMIE (HM)..... 15

E - PRELEVEMENT SANGUIN ET AUTOPSIE..... 16

III - MISES EN JEU STEREOTAXIQUES..... 16

A - CONTENTION DE L'ANIMAL ET COORDONNEES STEREOTAXIQUES..... 16

1/ Contention de l'animal..... 16

2/ Coordonnées stéréotaxiques..... 17

B - DESAFFERENTATION NERVEUSE DE L'HYPOTHALAMUS (DAF)..... 18

C - LESIONS ELECTROLYTIQUES..... 20

1/ Electrodes de lésions..... 20

2/ Réalisation des lésions..... 20

D - IMPLANTATION DE MATERIAU RADIOLUMINESCENT (RLM)..... 21

E - TECHNIQUES ELECTROPHYSIOLOGIQUES..... 24

Page

1/ Dérivation et enregistrement des potentiels évoqués (PE) au flash..... 24

a/ les électrodes d'enregistrement..... 24

b/ dérivation..... 24

c/ enregistrement..... 26

2/ Dérivation et enregistrement de l'activité multiunitaire (MUA)..... 27

a/ microcapteurs..... 27

b/ mise en position des SME..... 28

c/ enregistrement de la MUA..... 30

IV - LOCALISATIONS HISTOLOGIQUES..... 31

A - REPERAGE DES LESIONS..... 31

B - MARQUAGE PAR LA PEROXYDASE DU RAIFORT (Horse-radish Peroxidase = HRP)..... 32

V - DOSAGES RADIOIMMUNOLOGIQUES (RIA)..... 34

A - TESTOSTERONE (Tt)..... 34

B - LH..... 37

VI - TRAITEMENT DES RESULTATS..... 38

RESULTATS ET DISCUSSIONS..... 41

I - LE REFLEXE PHOTOSEXUEL:PARTICIPATION DES STRUCTURES NERVEUSES A LA REPONSE INDUITE PAR PHOTOSTIMULATION AMBIANTE..... 42

A - EFFETS DE LA SECTION DES NERFS OPTIQUES (ONX). 42

B - EFFETS DE L'HEMISPHERECTOMIE (HMX)..... 43

C - EFFETS DE LA DESAFFERENTATION (DAF) NERVEUSE DE L'HYPOTHALAMUS MEDIO-BASAL..... 45

1 - Répercussions de la désafférentation hypothalamique haute (DAF-h)..... 46

2 - Contrôle de la désafférentation hypothalamique haute..... 49

Page

3 - Désafférentation hypothalamique basse (DAF-b)..... 50

D - EFFETS DES LESIONS ELECTROLYTIQUES DE L'HYPOTHALAMUS..... 53

1/ Lésions du complexe infundibulaire..... 54

2/ Lésions des régions hypothalamique antérieure et préoptique..... 59

E - EFFETS DE LA DESAFFERENTATION HYPOTHALAMIQUE CUMULEE AVEC LES LESIONS PREOPTICO-SUPRACHIASMATIQUES..... 63

F - DISCUSSION..... 67

II - EXPLORATION ELECTROPHYSIOLOGIQUE DES STRUCTURES HYPOTHALAMIQUES IMPLIQUEES DANS LE REFLEXE PHOTOSEXUEL : REPONSES A LA PHOTOSTIMULATION EXTERNE..... 81

A - ANALYSE DES POTENTIELS EVOQUES (PE) PAR FLASH DANS LE COMPLEXE INFUNDIBULAIRE..... 82

1/ PE recueillis dans les régions basale et dorsale du complexe infundibulaire..... 86

2/ Exploration de diverses régions "extra-gonadotropes"..... 90

B - ANALYSE DE L'ACTIVITE MULTIUNITAIRE (MUA)... 93

1/ MUA infundibulaire..... 94

a/ MUA basale et MUA flash chez les cailles non photostimulées (6L-18D)..... 94

b/ MUA basale et photopériode..... 96

c/ MUA basale et MUA flash chez les cailles photostimulées..... 98

d/ MUA après section bilatérale des nerfs optiques..... 99

Page

2/ MUA préoptique..... 100

3/ Manipulations de contrôle de la MUA enregistrée..... 105

C - DISCUSSION..... 107

III - REPONSES DU SYSTEME HYPOTHALAMO-GONADOTROPE A LA PHOTOSTIMULATION PROFONDE LOCALISEE..... 120

A - IMPLANTATION DE RLM ET GONADOSTIMULATION.... 121

1/ Photostimulation (RLM) du complexe infundibulaire et de la région préoptique..... 121

2/ Etude de l'influence de la longueur d'onde du RLM sur la réponse testiculaire..... 126

3/ Photostimulation (RLM) du complexe infundibulaire désafférenté..... 128

4/ Photostimulation (RLM) du complexe infundibulaire après lésions préoptico-supra-chiasmatiques..... 130

B - IMPLANTATION DE RLM ET ACTIVITE MULTIUNITAIRE 134

C - DISCUSSION..... 140

IV - RECHERCHES HODOLOGIQUES..... 154

A - AFFERENCES HYPOTHALAMO-PREOPTIQUES D'ORIGINE RETINIENNE..... 155

B - AFFERENCES INFUNDIBULAIRES..... 159

C - DISCUSSION..... 160

CONCLUSIONS..... 175

RESUME..... 183

BIBLIOGRAPHIE..... 189

I N T R O D U C T I O N

L E R E F L E X E P H O T O S E X U E L

L'hypothalamus (HPT),
sollicité par l'éclairement,active
la fonction gonadotrope de l'hypophyse (HPP)
qui,
à son tour,
stimule le développement
des testicules (T)

Tributaire du milieu dans lequel il baigne, l'être vivant ne saurait, physiologiquement, en être dissocié. Son organisme en subit en permanence les diverses influences et s'y adapte.

C'est ainsi que les conditions ambiantes retentissent sur les grandes fonctions, à plus ou moins long terme. La fonction sexuelle en offre un exemple remarquable puisque, dans la plupart des espèces, elle présente des variations extrêmes, passant du repos absolu à une activité complète selon l'époque de l'année. On définit ainsi des cycles sexuels dont le déterminisme réside dans nombre de facteurs liés, soit directement aux paramètres de l'environnement (température, éclairement, humidité), soit à leurs conséquences sur le biotope (disponibilités alimentaires, habitat).

Chez les Vertébrés poïkilothermes, la température est le paramètre le plus souvent mis en évidence alors que son influence sur la fonction sexuelle des homéothermes paraît négligeable. Il convient néanmoins de nuancer cette appréciation, non seulement chez les Mammifères hibernants (FREHN et LIU, 1970 ; PENGELLEY et KELLY, 1966 ; WELLS et ZALESKI, 1940) mais aussi chez les Oiseaux (BURGER, 1948 ; ENGELS et JENNER, 1956 ; FARNER et MEWALDT, 1952 ; KATO et KONISHI, 1968 ; OISHI et KONISHI, 1978).

Dans les zones tempérées où les fluctuations saisonnières de la photopériode sont importantes,l'éclairement constitue un élément déterminant - sans aucun doute essentiel - dans l'activité sexuelle de nombreuses espèces homéothermes. Souvent moins marquée chez les Mammifères que chez les Oiseaux, l'influence de la lumière conduit à distinguer entre espèces "à jours longs" dont la période

de reproduction s'installe chaque année lorsque les jours croissent (c'est le cas le plus fréquent) et espèces "à jours courts" dont l'activité sexuelle est favorisée par une durée quotidienne d'éclairement brève (la perruche en est un exemple : VAUGIEN, 1950).

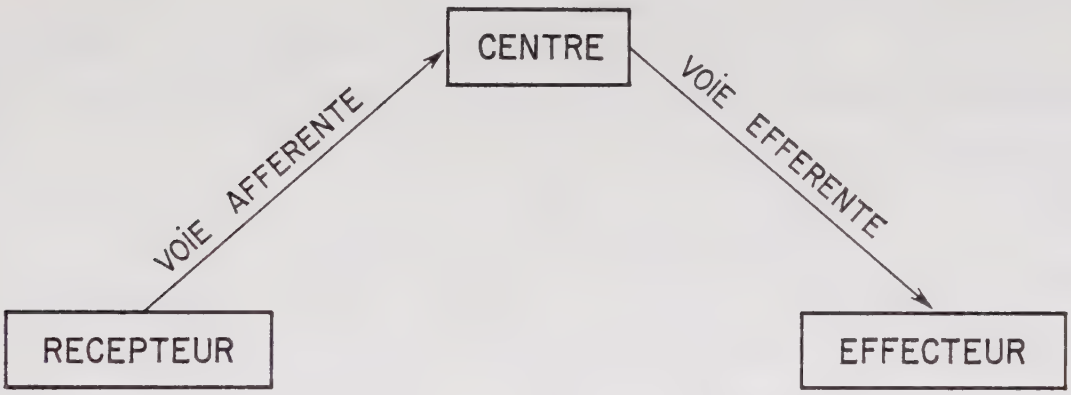
Les répercussions du facteur lumineux sur le conditionnement génital se manifestent avec une amplitude considérable dans la Classe des Oiseaux ce qui en facilite évidemment l'étude. En effet, les variations de poids et de taille des gonades sont très importantes au cours du cycle sexuel, le rapport entre les deux extrêmes - quiescence et développement - pouvant atteindre 1 à 200.

Dès 1908, BEEBE notait l'action des radiations lumineuses sur les gonades de deux Passereaux d'Amérique, le goglu et le tangara. Il serait impossible d'énumérer ici toutes les observations qui ont été faites depuis lors dans ce domaine. Nous nous bornerons à indiquer l'apparition dans la littérature de quelques unes des espèces les plus communément utilisées expérimentalement : coq (CENI, 1922), junco (ROWAN, 1925), étourneau (BISSONNETTE, 1930), ramier (RIDDLE, 1931), tourterelle (MARSHALL, 1932), colombe (COLE, 1933), moineau (KIRSCHBAUM, 1933), canard (BENOIT, 1934), veuve (WITSCHI, 1935), verdier (van OORDT et DAMSTÉ, 1939), dinde (MILBY et THOMPSON, 1942), serin (VAUGIEN, 1945), mésange, pinson (VAUGIEN, 1948) et enfin, caille (KIRKPATRIK et LEOPOLD, 1952).

Nous arrêterons là notre énumération chronologique. C'est en effet la caille (*Coturnix coturnix japonica*, S/C Carinates, O/ Galliformes, F/ Phasianidae) qui servira de support à notre étude. Cette espèce offre un certain nombre d'avantages. Chez le mâle, le développement testiculaire est aisément induit en quelques jours. Il suffit de placer les animaux sous photopériode longue (WILSON et al., 1962 ; MATHER et WILSON, 1964).

Le résultat de cette croissance photo-induite est assez homogène et dépend de la durée du traitement photostimulant (TANAKA et al., 1965). Chez le jeune adulte, les testicules atteignent leur plein développement en 15 à 20 jours de photostimulation et leur croissance est une fonction logarithmique du temps écoulé (FOLLETT et FARNER, 1966). En d'autres termes, la caille mâle constitue une préparation expérimentale intéressante en ce qu'elle est à même de présenter un réflexe photosexuel reproductible, en réponse à une photostimulation de durée relativement courte.

En ce qui concerne le réflexe photosexuel et les mécanismes qu'il met en jeu, il s'agit d'un phénomène de régulation physiologique complexe organisé selon le schéma suivant :



Pour expliciter les composantes de ce schéma, nous ferons appel aux résultats obtenus chez le canard Pékin. L'énergie lumineuse est captée par des photorécepteurs. Dès 1938, J. BENOIT montrait que des photorécepteurs profonds, encéphaliques, peuvent intervenir en plus des récepteurs de la rétine puisque la section des nerfs optiques ne supprime pas la réponse gonadique à l'éclairement. Les messages qui résultent de la photostimulation vont alerter les structures centrales situées, au moins en partie, dans l'hypothalamus.

La destruction de cette région supprime toute activation sexuelle photodépendante (ASSENMACHER, 1957). La voie efférente qui induit le développement testiculaire implique la transformation par l'hypothalamus des messages nerveux en messages hormonaux (BENOIT et ASSENMACHER, 1951). Des facteurs hypothalamiques sont libérés au niveau de l'éminence médiane et livrés à l'adénohypophyse par le système porte hypophysaire. L'interruption, à un niveau quelconque, de cette chaîne neuroendocrinienne (lésion de l'éminence médiane : BENOIT et ASSENMACHER, 1953; section des veines portes : ASSENMACHER et BENOIT, 1953) supprime la réponse gonadotrope alors que la section de la tige hypophysaire ne l'affecte pas. Enfin, l'ablation de l'hypophyse antérieure empêche toute croissance testiculaire (BENOIT, 1935d). Les hormones gonadotropes sécrétées par l'adénohypophyse doivent parvenir aux testicules par voie systémique.

Les différents éléments présentés ci-dessus dans leurs grandes lignes seront bien entendu repris et complétés lors des discussions qui suivront.

Lorsque nous avons entrepris ce travail, l'essentiel des investigations était de définir les différents maillons de la chaîne neuroendocrinienne efférente et d'aborder le problème des photorécepteurs et des voies rétinofuges. Les expériences princeps réalisées chez le canard Pékin avaient été étendues à d'autres espèces (revue in BAYLÉ, 1968, 1970), mais les informations étaient rares concernant les structures centrales responsables du réflexe photosexuel, mis à part les effets de la destruction de différentes régions hypothalamiques : antéro-préoptiques (ASSENMACHER, 1957 ; RALPH et FRAPS, 1959 ; EGGE et CHIASSON, 1963) ou médio-basales (WILSON et FARNER, 1965 ; GRABER et al., 1967 ; SHARP et FOLLETT, 1969 ; STETSON, 1969).

Nous avons donc entrepris une exploration systématique des structures nerveuses centrales susceptibles d'intervenir dans le déroulement du réflexe photosexuel et l'étude des modalités de leur mise en jeu et de leur fonctionnement. Les expériences que nous allons relater et interpréter se sont réparties sur 9 années. Nous ne tenterons pas ici de conserver leur ordre chronologique : à l'heure actuelle, sans doute se révèlerait-il incohérent. Certaines approches expérimentales ont par ailleurs été laissées de côté. On notera en particulier qu'un aspect extrêmement important des régulations photogonadotropes ne sera pas abordé ici, celui de la structure temporelle du mécanisme physiologique photosensible et de ses implications photobiologiques.

En fait, nous avons cherché à regrouper nos résultats en une suite logique de thèmes qui nous paraissent s'articuler, se greffer les uns sur les autres, pour aboutir à la reconstitution d'un modèle explicatif du phénomène étudié en y insérant certaines hypothèses de travail qui devront par la suite être soumises au contrôle expérimental. Dans ces conditions, il serait inutile de présenter un protocole expérimental global qui serait nécessairement factice et nous indiquerons plutôt les conditions qui ont présidé à chaque expérience (ou groupe d'expériences) au fur et à mesure que notre progression le demandera. Cela entraîne parfois des répétitions mais l'ensemble nous paraît y gagner en clarté.

Nous nous contenterons, pour clore cette introduction, d'indiquer le fil directeur qui sera suivi.

Dans un premier temps, nous nous efforcerons de préciser le rôle joué par les structures nerveuses, et par quelles structures nerveuses, dans la réponse gonadique à la photostimulation.

Procédant par éliminations progressives, nous verrons comment subsist le réflexe photosexuel après des interventions supprimant tout ou partie des afférences nerveuses (optiques, télencéphaliques, diencéphaliques et rhombencéphaliques) au système hypothalamo-hypophysaire. Nous verrons également les effets de lésions ponctuelles et focalisée placées dans l'hypothalamus lui-même et dans la région préoptique, su la photogonadostimulation.

Ayant ainsi localisé et délimité certaines formation nerveuses centrales, infundibulaires et préoptiques en particulier, qui semblent posséder une compétence gonadotrope, nous tenterons de les explorer directement. Les régions dont la lésion supprime le réflexe photosexuel doivent contenir des neurones qui participent aux mécanismes qui prennent place entre l'impulsion résultant de l'énergie lumineuse et l'élaboration des facteurs hypophysiotropes. L'enregistrement des activités bioélectriques, spontanées ou provoquées, de ces populations neuroniques nous fournira quelques caractéristique de leur fonctionnement dans différentes conditions de photostimulatio et de développement génital.

Par ailleurs, nous pourrons solliciter directement les populations neuroniques impliquées dans le réflexe photosexuel en introduisant à leur niveau une source de radiations lumineuses de trè faible luminance et ne pouvant donc affecter que leur périphérie immédiate. Au réflexe photosexuel induit par l'éclairement ambiant nous substituerons ainsi une activation engendrée par des photostimulation profondes sélectives et très localisées. Nous en suivrons les effets dans diverses conditions expérimentales.

Nous terminerons en essayant de replacer les formations diencéphaliques à compétence gonadotrope dans leur

contexte, c'est-à-dire de les réinsérer dans les circuits nerveux dont elles font partie intégrante. S'il est vrai en effet que le fonctionnement des populations neuroniques infundibulaires doit être envisagé en fonction de l'activité préoptique, d'autre formations sont susceptibles de moduler la mise en jeu de la régulation du système hypothalamo-hypophyso-gonadique. Dans cette perspective, il sera intéressant de préciser l'origine de certaines des afférences nerveuses qui convergent sur le complexe infundibulaire.

M A T E R I E L

E T

M E T H O D E S

I - ANIMAUX D'EXPERIENCE. CONDITIONS GENERALES D'ELEVAGE

Nous avons déjà indiqué les raisons qui nous ont amené à choisir la caille mâle : très photosensible, elle convient particulièrement à l'étude du réflexe photosexuel et des problèmes qui y sont associés. Elle permet de mettre en jeu les techniques stéréotaxiques, grâce à une bonne constance des repères osseux. Elle constitue une bonne espèce de Laboratoire à cause de ses facilités d'élevage et d'entretien, de son prix de revient relativement bas. Enfin, cet animal montre une bonne résistance aux interventions chirurgicales qu'il subit et les soins post-opératoires peuvent être très réduits.

Ces cailles mâles proviennent de l'élevage de LAVERUNE (Hérault). Elles sont achetées par lots de cinquante à l'âge de 2 semaines 1/2 car la différenciation entre mâle et femelle (plumes de plastron) est impossible chez des animaux plus jeunes. Depuis l'éclosion jusqu'à cet âge les animaux sont élevés sous éclairage permanent mais variable en intensité : à l'éclairement naturel s'ajoute la lumière des veilleuses (15 lux).

Au Laboratoire, les cailles sont placées dans une pièce complètement fermée aménagée en box insonorisé (isolement global de 48 dB.A) dans lequel la température et l'éclairement sont contrôlés. On n'accède à ce box que par un double sas obscur. Un circuit de ventilation à entrée et sortie piégées renouvelle l'air en permanence (75 m3/heure).

Dès leur arrivée, les cailles sont réparties dans des cages métalliques individuelles de 0,30 x 0,25 x 0,20 m, équipées de mangeoires et abreuvoirs extérieurs. Au cours des trois premiers

jours, on maintient dans le box une température constante de 28 ± 1°C. Après ce court délai de préacclimatation, la température ambiante est diminuée progressivement, de 1°C par jour, et stabilisée à 22 ± 1°C. La photopériode initiale comporte toujours une longue phase d'obscurité de manière à maintenir la quiescence testiculaire. En règle générale, il s'agissait d'une photopériode de $^{6}L_{(09-15)50\ lux}{}^{-18}D_{O}$ (nomenclature selon ASCHOFF et al., 1965). Nous avons cependant utilisé, lors de nos toutes premières expériences d'explorations hypothalamiques par enregistrement de potentiels évoqués visuels, une photopériode de $^{3}L_{(09-12)50\ lux}{}^{-21}D_{O}$.

L'alimentation (sous forme d'un mélange v/v de blé, maïs, orge, farine U.A.R. réf. 116 modifiée) et l'eau sont fournies *ad-libitum*.

Les cailles sont laissées au repos jusqu'à l'âge de 5 semaines, c'est-à-dire au moment où leur maturité somatique est acquise (c'est à cet âge que l'éleveur les juge propres à la consommation et les commercialise). Elles seront ensuite accoutumées aux conditions expérimentales avant toute intervention.

L'ouverture et le nettoyage des boxes et des cages ne sont effectués que pendant la séquence claire de 9 h à 15 h.

Les animaux destinés à subir une photogonadostimulation importante sont placés dans un box thermostaté ayant les mêmes caractéristiques que le précédent mais à photopériode gonadostimulante : $^{18}L_{(06-24)200\ lux}{}^{-6}D_{O}$.

Pour obtenir la meilleure homogénéité possible des groupes expérimentaux, seuls les animaux ayant un poids corporel compris entre 130 et 150 grammes sont utilisés.

II - TECHNIQUES CHIRURGICALES

A - ANESTHESIE. Toutes les interventions sont pratiquées sous anesthésie générale légère par injection intramusculaire de 0,25 ml/100 g d'Equi-Thesin (mélange de pentobarbital sodique et d'hydrate de chloral, Jensen Salsbery, Kansas City. Mo).

B - LAPAROTOMIE EXPLORATRICE. Cette intervention porte sur des cailles provenant du box à photopériode expérimentale de 6L-18D. La voie d'accès est la suivante : l'animal couché sur le flanc droit est fixé par les ailes et les pattes. La peau est incisée obliquement au niveau de la limite antérieure de la cuisse gauche. On incise le plan musculaire entre l'antépénultième et l'avant dernière côte qui sont écartées l'une de l'autre. L'ouverture pratiquée permet d'observer les dimensions du testicule gauche. Après avoir retiré l'écarteur, les deux côtes sont rapprochées et ligaturées en deux points, le plan cutané est recousu, toute la région opérée étant sulfamidée (Exoseptoplix).

Seuls les animaux présentant un faible diamètre testiculaire seront replacés dans le box 6L-18D. Le poids de l'animal est noté sur une fiche technique sur laquelle seront consignées toutes les données utiles au cours de l'expérimentation.

C - SECTION DES NERFS OPTIQUES (O N X). On accède aux nerfs optiques en incisant la paupière supérieure à la limite de l'orbite. Une spatule recourbée permet de luxer vers l'avant et le bas le globe oculaire pour atteindre le nerf optique qui est situé très profondément et dans l'angle postéro-inférieur de l'orbite. Après avoir écarté les muscles et le tissu conjonctivo-adipeux à la pince, on dissocie l'émergence du nerf optique de la branche interne

de l'artère ophtalmique. La section du nerf optique est réalisée à l'aide de pinces à guillotine 5392 CARRIERI. La section est alors contrôlée *de visu* en observant le moignon centrifuge du nerf optique.

Le globe oculaire qui a tendance à pivoter autour de ses insertions musculaires est réinséré dans l'orbite. La paupière est suturée et saupoudrée de sulfamides (Exoseptoplix).

D - HEMISPHERECTOMIE (H M)

L'ablation bilatérale des hémisphères (télencéphale) a été pratiquée au siècle dernier chez le pigeon (FERRIER, 1876) et ses répercussions sont connues sous le nom de syndrome de ROLANDO-FLOURENS. Chez la caille, cette intervention a été mise au point au Laboratoire (BAYLÉ et al., 1975). L'animal est fixé sur un banc de contention spécial, face ventrale en bas. La tête est maintenue par le bec et la nuque. Les plumes du sommet de la tête sont coupées et la peau est incisée le long de la ligne médiane. Un carré de 10 mm de côté est découpé dans la voûte crânienne. Le sinus veineux médian est ligaturé et la dure-mère est réclinée. Chaque hémisphère est légèrement soulevé pour glisser une mince lame recourbée que l'on insère à la limite du télencéphale et du diencéphale de manière à les dissocier de proche en proche. L'exérèse mécanique a été préférée à l'ablation par succion telle qu'elle fut pratiquée à l'origine (cf. BRUNELLI et al., 1974) car elle permet de mieux contrôler l'hémorragie. Nous verrons par contre que l'insertion de la lame à la base de l'hémisphère déborde légèrement sur la partie rostrale et dorsale du diencéphale (Fig. 8).

L'hémorragie est contrôlée par compression et l'hémostase est consolidée par la mise en place d'un tampon de spongel. Les soins post-opératoires se limitent à la surveillance

et au nettoyage du champ opératoire et à l'application locale de sulfamides. Les animaux hémisphérectomisés ont perdu toute initiative motrice et doivent être alimentés par sonde oesophagienne, trois fois par jour (bouillie de farine et eau, suffisamment liquide pour ne pas obturer la seringue ou la sonde). On donne par ailleurs de l'eau salée (Na Cl 4‰) pendant une semaine après l'opération et la protection thermique est assurée en remontant la température ambiante à 28 ± 1°C.

E - PRELEVEMENT SANGUIN ET AUTOPSIE

Le sang obtenu par décapitation de l'animal est recueilli sur héparine solide dans des tubes à hémolyse. Il est immédiatement centrifugé pendant 20 mn à 2000 G et le plasma prélevé est conservé à -30°C jusqu'au moment de son utilisation.

A la fin de chaque expérimentation, les données d'autopsies comprenant le poids du corps et des testicules sont relevées sur la fiche technique de l'animal.

L'autopsie est systématiquement pratiquée, quelle que soit l'expérimentation, entre 09 et 12 h. Les traitements aboutissant au contrôle histologique seront indiqués au paragraphe IV.

III - MISES EN JEU STEREOTAXIQUES

A - CONTENTION DE L'ANIMAL ET COORDONNEES STEREOTAXIQUES.

1/ Contention de l'animal: Elle est réalisée selon une technique dérivée de celle mise au point chez le pigeon par KARTENS et HODOS (1967). Nous avons utilisé un appareil stéréotaxique

DAVID-KOPF n° 900. L'extrémité des barres d'oreilles est introduite dans les conduits auditifs droit et gauche. Ces barres sont bloquées symétriquement sur les bras de l'appareil stéréotaxique. Une "barre de bec" parallèle à l'axe des barres d'oreilles est placée au niveau du palais. Le plan passant par les deux axes (barres d'oreilles-barre de bec) fait un angle de 45° avec le plan horizontal et l'axe de la barre de bec est situé à 11 mm en avant de l'axe des barres d'oreilles. Le crâne qui peut encore pivoter autour de l'axe des oreilles est appuyé contre la barre de bec, par une tige courbée à angle droit qui s'applique sur la base du bec. Une butée située à l'extrémité de la tige vient prendre appui contre la barre de bec ; on obtient ainsi une bonne homogénéité dans la fixation.

Le zéro des trois axes, antéro-postérieur (A), latéralité (L), hauteur (H), est défini par le point médian de l'axe interauriculaire.

2/ Coordonnées stéréotaxiques : Dans un premier temps, nous nous sommes attaché à définir des coordonnées stéréotaxiques constantes pour localiser les structures hypothalamiques que nous voulions atteindre (OLIVER, 1970). Nous avons par la suite précisé et confirmé ces premiers repérages (OLIVER, 1972) pour les étendre au reste du cerveau dans un travail conduit en collaboration avec F. RAMADE (1972, 1973). Ces données ont été rassemblées pour constituer les éléments d'un atlas stéréotaxique de l'encéphale de la caille (BAYLÉ et al., 1974). Dans toute notre expérimentation, notre effort a constamment porté sur la précision, la fiabilité et la reproductibilité de nos coordonnées. Par convention, une structure est définie par trois distances calculées par rapport au zéro des trois axes orthogonaux, *i.e.* , le point d'intersection des trois

plans, horizontal, sagittal et frontal, passant par l'axe interauriculaire. Ces distances fournissent l'antériorité (A), la latéralité (L) et la hauteur (H) de la structure visée.

La nomenclature anatomique et les conventions terminologiques employées ici s'appuient sur les travaux de ARIENS KAPPERS et al., (1936), de van TIENHOVEN et JUHASZ (1962) et de KARTEN et HODOS (1967).

B - DESAFFERENTATION NERVEUSE DE L'HYPOTHALAMUS (D A F)

Pour isoler l'hypothalamus des autres formations cérébrales, nous avons utilisé un couteau de type HALASZ-PUPP (1965) adapté à la conformation de la base du crâne de la caille. Il a été construit en vérifiant empiriquement, lors d'une série d'expériences préliminaires (OLIVER et al., 1973b, 1977a,b), *in vivo* et *post mortem*, que, une fois inséré à la base du cerveau dans le plan sagittal médian, sa rotation de 360° circonscrivait un cercle à la base même du diencéphale, en ne laissant subsister aucune solution de continuité mais sans provoquer d'hémorragie méningée de la base.

La forme et les dimensions de la lame constituent évidemment des éléments critiques. La hauteur et le rayon ont été fixés pour deux modèles successifs à 1,8 x 1,1 et à 2,2 x 1,3 mm. Un autre élément critique est représenté par l'angulation de l'axe du couteau par rapport au plan frontal comme nous le verrons plus loin.

Le zéro stéréotaxique du couteau est repéré au niveau de la sortie de la lame de son tube-guide.

Les cailles choisies pour cette intervention sont pesées et placées en contention dans l'appareil stéréotaxique.

Le corps de l'animal est enserré dans un corset de nylon et entouré par une enveloppe de coton destinéeà limiter les déperditions caloriques au cours de l'opération.

La peau du crâne est incisée le long de la ligne sagittale médiane et réclinée de part et d'autre. Le crâne est débarrassé, à l'aide d'une rugine, des insertions musculaires et de son aponévrose. Il est déshydraté (alcool à 95°) avant d'être trépané dans le plan médian. Un orifice de 2 x 1,2 mm est pratiqué, on perfore la dure-mère avec une aiguille. La lame du couteau est placée dans le plan sagittal vers l'avant et abaissée au travers de l'orifice de trépanation et le long de la fissure interhémisphérique. On la descend ensuite à travers les structures cérébrales jusqu'à atteindre la coordonnée de hauteur convenable. La rotation de la lame autour de son axe est contrôlée sur un système de lecture gradué en degrés. En fonction du protocole expérimental, plusieurs types de désafférentation ont été réalisés :
1. selon l'angulation de l'axe de descente (90° ou 60° par rapport au plan horizontal. 2. selon l'amplitude de la rotation de la lame autour de son axe : 360° pour une DAF totale, 250° pour une DAF partielle antéro-latérale.

Dans tous les cas, on imprime à la lame un double déplacement angulaire de gauche à droite puis de droite à gauche.

Après l'intervention, le couteau est ramené à sa position de départ (antérieure, sagittale) remonté, et la peau recousue est saupoudrée de sulfamides.

Les animaux opérés sont alors replacés dans leur box soit en jours courts (6L-18D), soit en jours longs (18L-6D).

Ils sont alimentés par tubage gastrique pendant 4 jours et maintenus à température stable de 28 $\pm$ 1°C jusqu'à la date

de l'autopsie, 14 jours après l'opération. Les cailles sont alors pesées, la tête est perfusée selon une technique que nous développerons ultérieurement (cf. IV) et le poids testiculaire est noté. Le cerveau fixé est conservé aux fins de contrôle histologique.

C - LESIONS ELECTROLYTIQUES

1/ Electrodes de lésions : Ce sont des électrodes monopolaires (fig. 3a) constituées par un fil de platine irridié à 30 %, de 150 µm de diamètre, passé dans un tube d'acier inoxydable de 0,4 mm de diamètre qui sert de guide rigide. L'ensemble est isolé extérieurement par plusieurs couches de vernis (E 521-SEG). Entre chaque couche, le vernis est séché au four (120°C pendant 3 heures).

Avant d'utiliser une électrode, son extrémité est dénudée sous loupe binoculaire sur une hauteur de 150 µm.

2/ Réalisation des lésions : Toutes les lésions sont effectuées sur des cailles élevées en jours courts. La contention de l'animal est réalisée selon la technique décrite précédemment.

Après avoir incisé la peau du crâne au scalpel sur la ligne médiane, les orifices de trépanation sont réalisés, en fonction des coordonnées (A) et (L) prédéterminées, de part et d'autre de la ligne médiane. Le zéro stéréotaxique de l'électrode est repéré au niveau exact de son extrémité dénudée. L'électrode est descendue verticalement jusqu'au niveau choisi. Les lésions électrolytiques sont symétriques et bilatérales, L = $\pm$ 0,3 mm, dans toutes les interventions.

Nous avons utilisé un électrocoagulateur (OM type CN 221, V. POKROVSKY, CNRS) délivrant un courant continu à intensité de sortie constante (FLEMING, 1957 ; JACOT, 1970).

Le fil de platine de l'électrode constitue le pôle actif et il est relié à l'anode de l'électrocoagulateur qui débite en général un courant continu de 0,5 à 1 m A pendant 45 secondes. Les lésions obtenues sont alors de forme grossièrement sphérique et ont un volume de 0,6 à 1 mm^3. Les paramètres de lésion (intensité, durée) peuvent varier en fonction du protocole expérimental lorsque l'expérimentation nous conduit à modifier la dimension des lésions obtenues. Les paramètres effectivement retenus seront alors indiqués.

Après les deux descentes, l'électrode est remontée, la plaie est aseptisée et recousue et les animaux sont placés au repos dans le box à photopériode courte ou longue.

Le poids du corps et des testicules sont notés le jour de l'autopsie et la tête est perfusée pour le contrôle histologique systématique des lésions.

D - IMPLANTATION DE MATERIAU RADIOLUMINESCENT (R L M)

Ce matériau radioluminescent a la forme de pastilles de 0,6 mm de diamètre et 0,2 mm d'épaisseur.

Il est constitué par l'association d'un luminophore (sel métallique) et d'une substance radioactive (tritium : 400 mCi par g de poudre). Le rayonnement bêta émis par le tritium produit en permanence une excitation des électrons des atomes du métal (sulfure de zinc) qui passent à un niveau supérieur excité. Le retour à l'état fondamental produit une émission lumineuse continue : c'est la phosphorescence.

Nous avons utilisé deux composés de R L M (LUMINA TR 400/AS, Colombes).

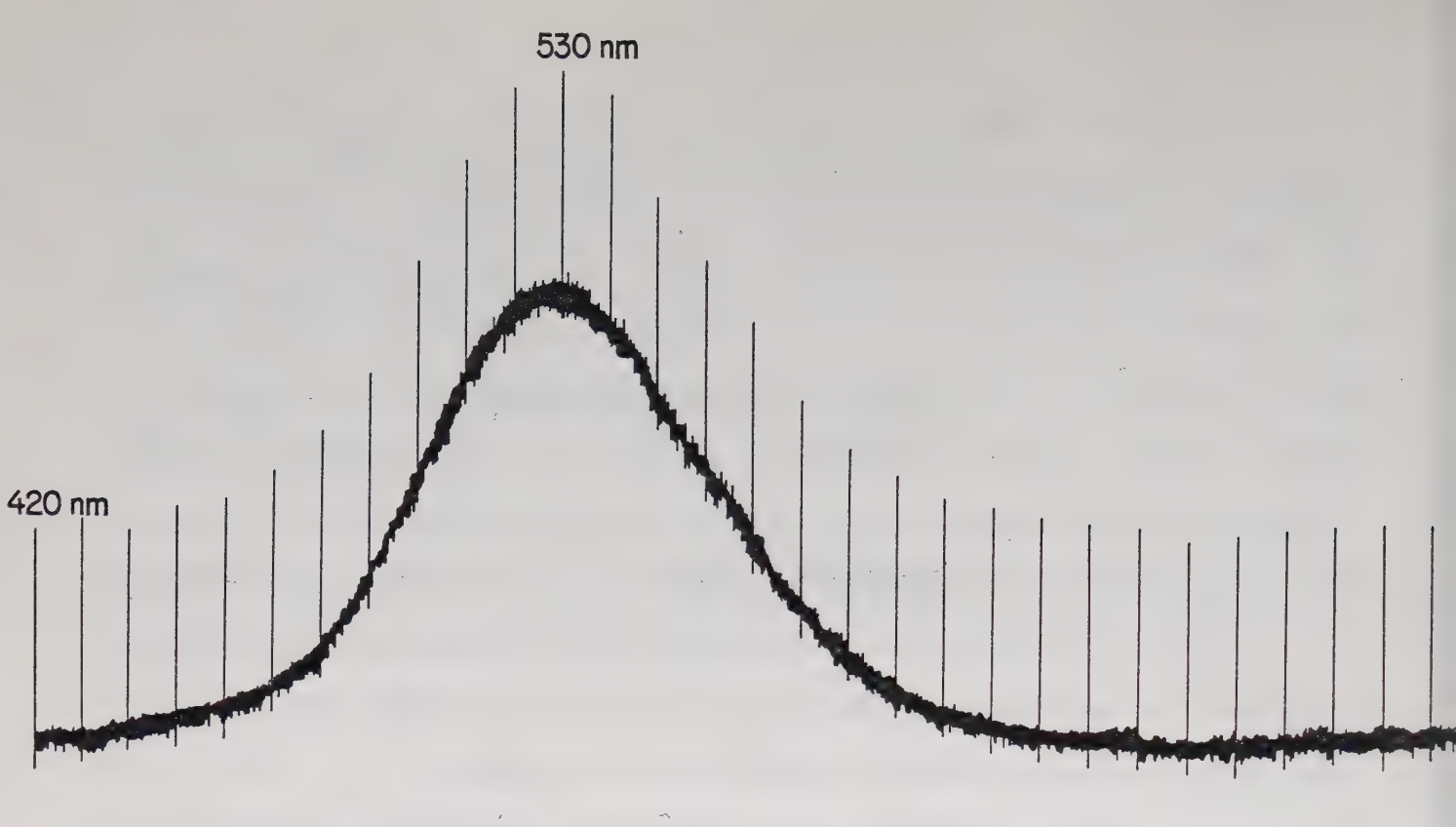


Fig. 1 - Spectre d'émission du matériau radioluminescent
ZnS = vert : Réf. BC/1761.

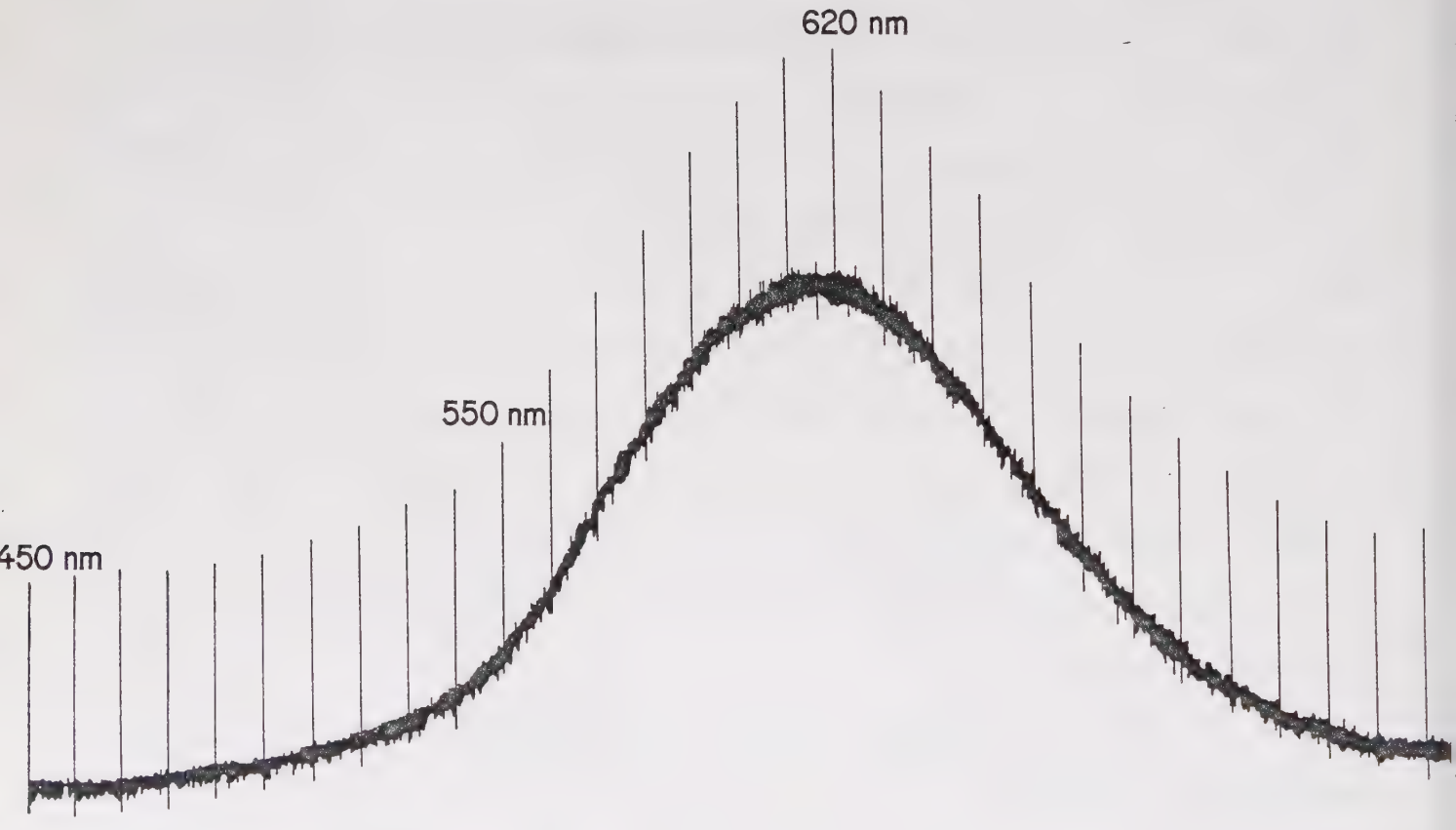


Fig. 2 - Spectre d'émission du matériau radioluminescent
ZnS-Cd = rouge ANT.

C.N.R.S. Bellevue. P. CARO- Laboratoire des Terres Rares.

1° - des sels radioluminescents au sulfure de zinc dont le maximum de longueur d'onde du spectre d'émission (fig. 1) se situe à λ = 530 nm (vert BC 1761). La luminance est de 0,029 cd/m2.

2° - des sels radioluminescents composés d'un mélange de sulfure de zinc et de cadmium dont le maximum de la courbe d'émission (fig.2) est à 620 nm (rouge ANT) (luminance = 0,015 cd/m2).

Le matériau non radioluminescent (R M) est obtenu à partir de poudre de corindon associée au tritium (activité 400 mCi/g de poudre, identique à celle du R L M). Les caractéristiques des spectres d'émission des deux sels radioluminescents ont été précisées au Laboratoire des Terres Rares du C.N.R.S., à BELLEVUE (Mr P. CARO, Directeur de Recherche).

Les pastilles de R L M sont fixées à l'aide d'une résine transparente (CYANOLIT 202) à l'extrémité applatie d'un tube d'acier de 0,4 mm de diamètre. Le zéro stéréotaxique est repéré sur le centre de la pastille de R L M .Chaque pastille montée sur son support est implantée par voie stéréotaxique selon les coordonnées antéro-postérieures choisies et à -0,3 mm de latéralité, à travers l'orifice de trépanation réalisé au préalable. Le tube porteur est mis en place, avec sa pastille terminale, cimenté à la paroi osseuse et sectionné à ras de la surface du crâne. Il reste donc en position intracrânienne tout au long de l'expérience.

Les cailles implantées sont replacées dans le box 6L-18D ou à l'obscurité permanente (D-D). La durée de cette photo-stimulation localisée varie en fonction du protocole expérimental (9 à 15 jours). Le jour de l'autopsie, le poids corporel et celui des deux testicules sont relevés. Le sang est recueilli sur héparine solide et la position de l'implant est contrôlée histologiquement après perfusion céphalique.

E - TECHNIQUES ELECTROPHYSIOLOGIQUES

1/ Dérivation et enregistrement des potentiels évoqués (PE) au flash.

a/ les électrodes d'enregistrement : Elles sont du type bipolaire excentrique (fig. 3b) et constituées par deux fils d'acier inoxydable de 0,09 mm de section (BENSCH et al., 1970 ; OLIVER, 1972) qui sont vernis sur toute leur longueur (vernis vert carbolyne). L'extrémité n'est sectionnée en biseau, sous loupe binoculaire, qu'au moment de l'utilisation. Leur résistance est de 10.000 à 15.000 Ohms. L'électrode est mise en place par voie stéréotaxique (cf. lésions) aux coordonnées stéréotaxiques orthogonales choisies, à -0,3 mm de latéralité. Les électrodes sont scellées à la voûte osseuse crânienne par du ciment dentaire (IVOCLAR AG) un orifice de trépanation frontal (A = + 9 mm) reçoit l'électrode de masse constituée par un fil d'argent de 0,2 mm de diamètre dont l'extrémité a été arrondie à la flamme.

b/ dérivation : Les électrodes sont reliées aux bornes d'un connecteur miniaturisé SOURIAU 8145-42. Les électrodes et leurs connexions sont protégées par une prothèse fabriquée à l'aide de ciment dentaire FORTACRYL qui est très bien toléré puisque nous avons conservé des animaux ainsi préparés pendant plus de 3 mois.

Nous avons donc enregistré des potentiels évoqués visuels dérivés au moyen de ces macro-électrodes bipolaires, la caille étant placée dans une enceinte obscure capitonnée située dans une cage de Faraday. Le connecteur fixé à la tête de l'animal est relié par un cable de liaison (FILOTEX E 22595) à un préamplificateur GRASS P 511E possédant un filtre passe-bas qui permet de recueillir les phénomènes lents tels que les potentiels évoqués, amplifiés 5000 fois.

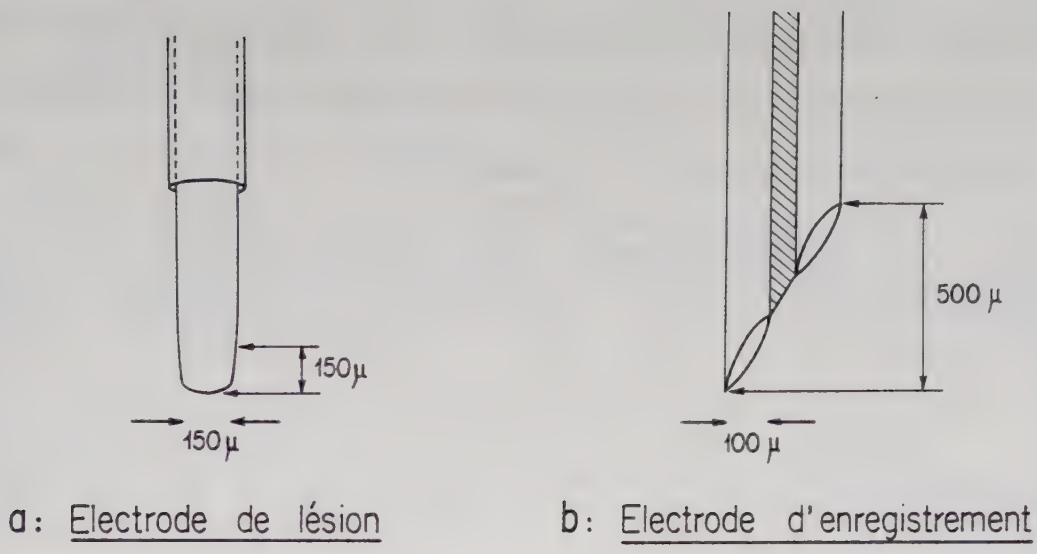


Fig. 3 - Schéma des électrodes utilisées.

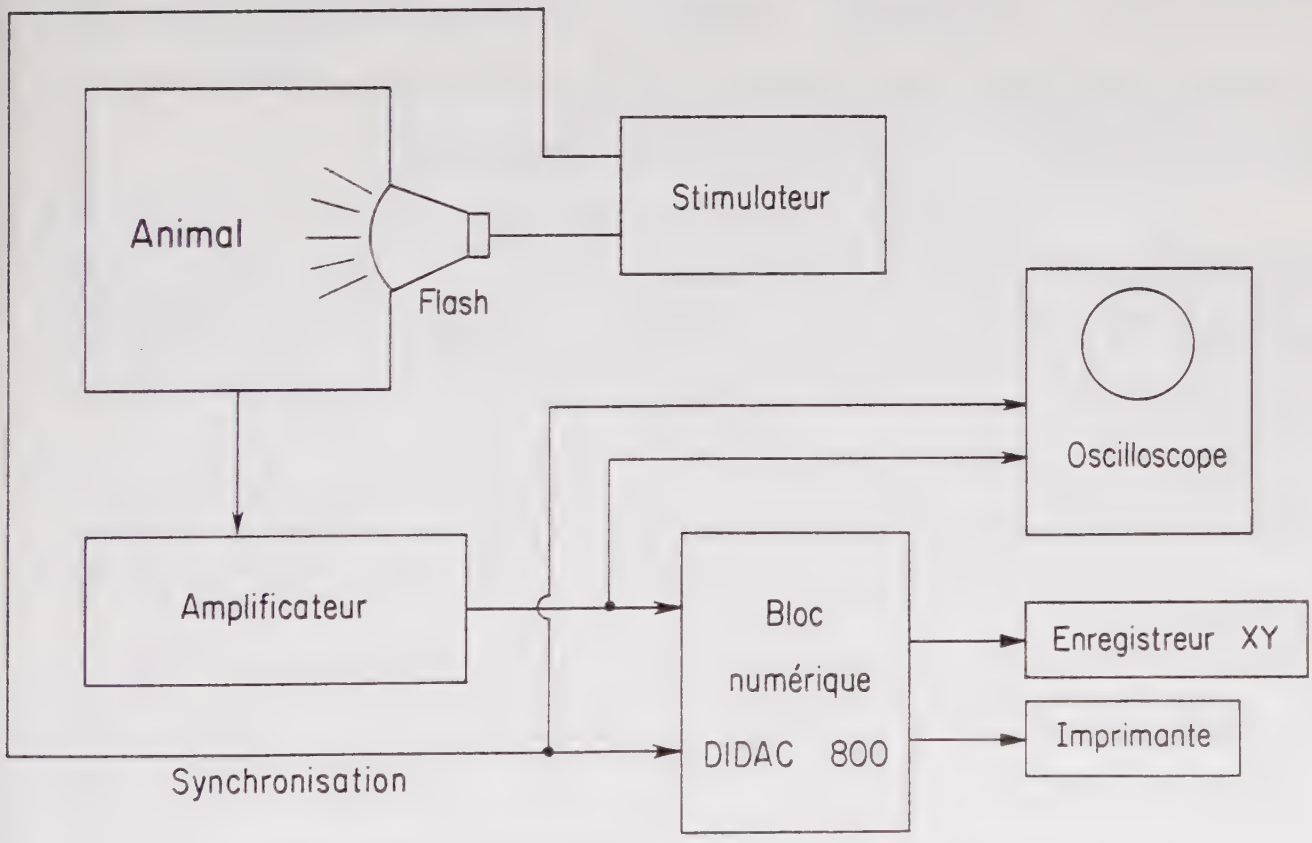


Fig. 4 - Représentation schématique de la chaîne d'enregistrement.

Des séries de 50 stimulus lumineux sont délivrées par un ensemble d'excitations lumineuses et sonores SONECLAT-ALVAR à la fréquence régulière de 1 cycle par seconde (durée 50 micro-secondes, lumière blanc-bleuté 450 lux).

c/ enregistrement : Les réponses recueillies sont visualisées directement sur oscilloscope cathodique TEKTRONIX 515 A (fig. 4).

Nous avons fait appel à la technique de sommation itérative pour extraire le potentiel évoqué du bruit de fond (OLIVER, 1970, 1972).

Nous avons utilisé un bloc numérique INTERTECHNIQUE DIDAC 800 dont le tiroir de traitement statistique de mesures (H 26) est équipé d'un fichier-programme F 51B.

La tension signal plus bruit est échantillonée à la fréquence dictée par le stimulateur (1 c/s) qui synchronise le balayage du DIDAC ainsi que celui de l'oscilloscope.

On opère un traitement séquentiel des informations : celà consiste à mettre en mémoire le résultat de codage de la grandeur mesurée dans les adresses successives de la mémoire, ceci canal par canal.

Pour chaque analyse, nous avons utilisé 200 canaux-adresses de la mémoire. Les opérations d'acquisition démarrent au temps T_0 défini par l'instant auquel le stimulateur délivre son signal de synchronisation. Le passage d'un canal au suivant est commandé par les impulsions délivrées par le tiroir-horloge H 23B (2ms par canal). A chaque pas de l'horloge, on prend la valeur du signal et on transforme sa tension en un nombre de coups ou contenu. Ce nombre de coups traduit la valeur en amplitude du signal.

Après 50 itérations, la réponse est inscrite et visualisée sur l'écran de l'oscilloscope du DIDAC. Elle peut être stockée dans les adresses libres de la mémoire et pour un gain donné (5K), les résultats, réponses et étalonnages, tels qu'ils sont visualisés sur l'écran de l'oscilloscope du DIDAC sont transcrits graphiquement sur papier millimétré par un enregistreur XY HEWLETT PACKARD 7035 B branché sur la sortie analogique. Un mécanisme de surbrillance des canaux permet de déterminer les paramètres du signal biologique. Les séquences d'enregistrement sont soigneusement programmées en fonction de la photopériode, au cours de chaque protocole expérimental. Lorsqu'un animal implanté a été complètement exploité, on fait passer un courant continu (1 mA , 20 s) aux extrémités de l'électrode. La lésion provoquée permet le contrôle histologique de l'emplacement de l'électrode après perfusion et fixation du cerveau.

2/ Dérivation et enregistrement de l'activité multiunitaire (M U A)

A ce stade de notre investigation électrophysiologique des structures hypothalamiques qui semblent impliquées dans les régulations gonadotropes nous avons été amené à recueillir les décharges d'activités (Multiple Unit Activity, M U A , des anglo-saxons) de petites populations neuroniques dont la localisation avait été indiquée par les résultats de nos expériences de lésions.

Pour cela, il nous a fallu réaliser des microcapteurs et adapter à la caille un système de fixation et de propulsion à distance des semi-microélectrodes.

a/ microcapteurs : Ces semi-microélectrodes (S M E) sont réalisées selon la technique de WOLBARSHT et al., (1960). On étire sous tension électrique un fil de platine irridié à 30 % (diamètre 150 µm).

Ce fil est affiné électrolytiquement à une extrémité puis il est uniformément isolé par une gaine de verre. La pointe mesure de 10 à 20 µm et on élimine à ce niveau la pellicule de verre en faisant passer un courant de faible voltage entre la pointe immergée dans une solution aqueuse de tétrachlorure de platine à 1 % et une électrode de référence. On vérifie l'isolement et on mesure l'impédance (1 à 3 Mégohms) de ces SME à l'oscilloscope en les plongeant progressivement, à l'aide d'un dispositif micrométrique, dans le bain de tétrachlorure de platine.

b/ mise en position des S M E:

Dès nos premières investigations nous nous sommes heurté à des difficultés techniques inhérentes aux dimensions réduites de l'assise crânienne de la caille.

Après un stage dans le Laboratoire du Professeur VINCENT à BORDEAUX, nous avons été amené à adapter chez la caille les S M E et leur système de mobilisation qui avaient été conçus pour le chat (BELUGOU, 1967) ou le lapin (DUFY, 1973). Ce problème technique a été résolu par miniaturisation du système et utilisation de matériaux légers (téflon, altuglass). L'ensemble du système pèse 6 grammes.

La S M E (figure 5 a et b) est protégée dans un tube d'acier inoxydable (diamètre : 0,4 mm) qui peut coulisser dans un autre tube (diamètre : 0,5 mm) solidaire d'un guide excentré.

La progression de la S M E peut être bloquée par une vis de fixation. Le guide excentré vient s'emboîter très exactement dans l'orifice d'un puits qui est scellé à demeure sur le crâne de l'animal aux coordonnées stéréotaxiques préalablement choisies (fig. 5c). La rotation du guide excentré permet l'exploration par la

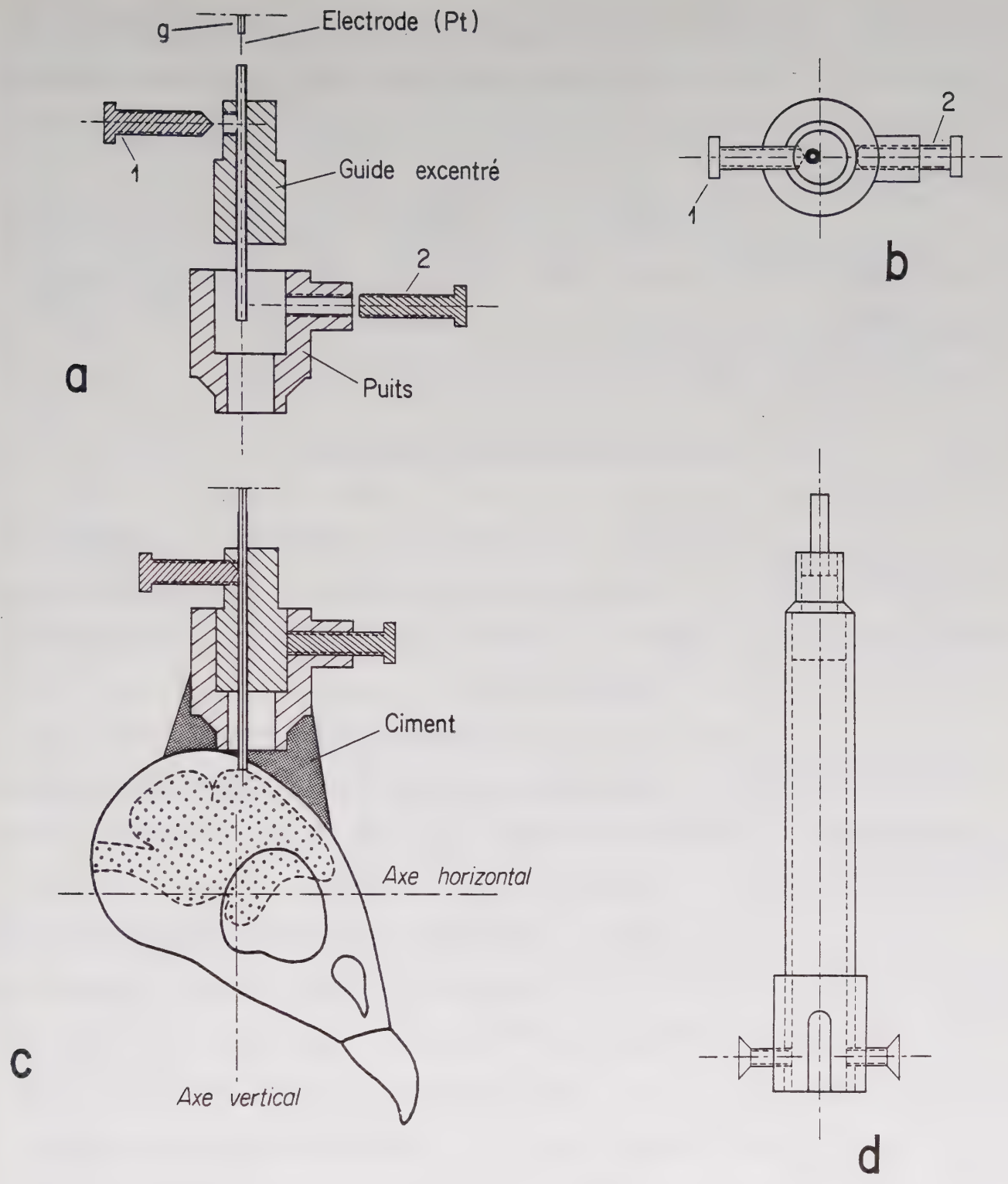


Fig. 5 - Système de fixation et de descente de la semi-microélectrode.

a = vue de profil ; b = vue de dessus ; c = vue de profil sur le crâne ; d = embout du système de commande.

g = gaîne de l'électrode ; 1 et 2 = vis de fixation

échelle = x 2.

S M E des structures nerveuses localisées sur la génératrice d'un cylindre de 0,4 mm de rayon dont les coordonnées de l'axe correspondent aux coordonnées stéréotaxiques antéro-latérales de l'implantation du puits.

L'ensemble de ces éléments (fig. 5c) est recouvert d'une pièce cylindrique en téflon (fig. 5d), reliée par un cathéter de polyéthylène au système de transmission hydraulique qui assure la propulsion de la S M E avec une précision de 10 µm.

c/ enregistrement de la M U A:

La M U A recueillie est transmise à un adaptateur d'impédance (HIP-511). Cette activité est amplifiée (préamplificateur GRASS P511E. Gain = 5000) et filtrée pour en éliminer la composante lente (bande passante 100 Hz-30 KHz).

La M U A est visualisée directement sur un oscilloscope TEKTRONIX 515A. Parallèlement, la M U A est dirigée vers un bloc numérique INTERTECHNIQUE DIDAC 800 dont le tiroir-horloge H23B commande le passage d'un canal au canal suivant.

Le tiroir de traitement statistique de mesures (H26) peut être équipé de fichier-programmes différents. Nous avons utilisé deux modes de traitement des données :

1° - Dans un premier temps, nous avons utilisé un fichier standard F58B. Dans ce type de traitement, il s'agit d'une analyse de taux de comptage. On compte pendant un temps ΔT = 1 seconde (égal à la période horloge du tiroir H 23) le nombre d'impulsions reçues et ceci séquentiellement dans chaque canal de la mémoire. Seules les impulsions dépassant un seuil de 200 mV (affiché par un mécanisme de surbrillance de l'oscilloscope) seront comptabilisées, canal par canal, dans les 200 canaux de la mémoire. L'acquisition séquentielle

des impulsions dure donc 200 secondes et, à la fin de l'analyse, nous obtenons un spectre caractéristique.

2° - Par la suite, nous avons opté pour le fichier PSTH (Post Stimulus Time Histogram) (GERSTEIN et KIANG, 1960), qui était mieux approprié à notre analyse de la M U A en réponse à des stimulations lumineuses.

Dans ce cas, le comptage des impulsions dépassant le seuil de discrimination (400 mV) démarre au temps T_o et le traitement séquentiel des informations se fait canal par canal (ΔT = 5 ms/canal) dans les 200 canaux-adresses de la mémoire. A chaque pas de l'horloge, on compte le nombre des impulsions et on transforme la tension de chaque signal en un nombre de coups ou contenu. Après une seconde d'analyse, l'opération d'acquisition des impulsions est automatiquement recyclée.

Le spectre obtenu en fin de comptage est le résultat d'une analyse itérative de 200 cycles de une seconde.

Dans les deux modes de traitement, le spectre est visualisé sur l'oscilloscope du DIDAC. Pour un gain donné, les résultats obtenus sont transcrits graphiquement sur un enregistreur XY HEWLETT PACKARD 7035 B branché sur la sortie analogique et numériquement sur imprimante (TELETYPE CORPORATION 33 TAC).

A l'issue de la séquence d'enregistrement, pour chaque animal, on applique un courant de lésion (200 µA x 20 s) pour marquer la localisation de la S M E.

IV - LOCALISATIONS HISTOLOGIQUES

A - REPERAGE DES LESIONS

Nous avons constamment procédé à l'étude des corrélations entre les structures nerveuses lésées ou désafférentées et les résultats physiologiques obtenus à la périphérie. A la fin

de toute expérimentation physiologique, le cerveau est perfusé par canulation ventriculo-aortique : on injecte dans les carotides (BEKESY et al., 1961) 20 ml de sérum physiologique (Na Cl 8 ‰) puis 200 ml de formol tamponné 10 %. Après un délai de 3 jours dans un bain de formol (10 %) réfrigéré, le cerveau est découpé sur l'appareil stéréotaxique en tranches frontales ou parasagittales de 3 mm d'épaisseur.

La méthode de repérage la plus simple et la plus rapide (FOX et EICHMANN, 1959) est l'examen de coupes sériées de 40 µm réalisées sous congélation (-20°C système DITTES, microtome YOUNG), grâce à l'obligeance du Professeur LEGRAND que nous souhaitons remercier ici.

Les coupes ainsi obtenues ont été colorées d'après la méthode de KLÜVER-BARRERA, (1953) qui met en évidence à la fois les fibres nerveuses et les péricaryons.

Nous avons aussi vérifié systématiquement l'emplacement des électrodes d'enregistrement (électrodes chroniques et S M E) en utilisant cette technique histologique.

B - MARQUAGE PAR LA PEROXYDASE DU RAIFORT (Horseradish Peroxidase = H R P)

La propriété que possède la H R P d'oxyder la diaminobenzidine en présence de peroxyde d'hydrogène pour donner un produit de réaction coloré spécifique a permis de tracer les voies et connexions dans le S.N.C. (KRISTENSSON et al., 1971 ; LA VAIL et LA VAIL, 1972). Cette protéine exogène, captée par les terminaisons axoniques est incorporée au flux axoplasmique dans les lysosomes et les corps multivésiculaires (KRISTENSSON et OLSSON, 1974; LA VAIL et LA VAIL, 1974) et véhiculée jusqu'à leurs péricaryons d'origine qui peuvent donc être identifiés.

L'analyse critique de cette technique montre qu'elle peut être très sélective (ADAMS, 1977 ; VANEGAS et al., 1978 ; KERKENHAM et NAUTA, 1977 ; KEEFER, 1978 ; KIM et STRICK, 1976 ; MALMGREN et OLSSON, 1978 ; NAUTA et coll., 1974)

La localisation du foyer d'injection de la HRP est déterminée stéréotaxiquement. 0,05 ou 0,1 µl de solution (HRP = type VI, Sigma Chemical Co.) sont introduits dans la structure choisie à l'aide d'une microseringue Hamilton 7001 N. 5 mg de HRP sont dissous dans 10 µl de Na Cl 9 ‰. Le protocole expérimental nous a conduit à réaliser les injections de HRP soit verticalement, soit avec une angulation antéro-postérieure de 60° par rapport au plan horizontal. Il s'agit en fait d'éviter un artefact de marquage résultant éventuellement de la contamination -en passant- d'un système de fibres pouvant participer à l'équipement hodologique de la structure visée. Nous pouvons citer par exemple la possibilité de contamination du septum à partir du tractus septo-mésencephalique (TSM) au cours d'une descente destinée à l'hypothalamus infundibulaire. Un trajet vertical a toutes les chances d'intéresser le TSM si bien qu'un marquage rétrograde du septum perdrait sa signification.

Après l'injection de HRP, un délai de 6, 24 ou 31 h est respecté. On perfuse alors la tête de l'animal avec 250 ml de fixateur de KARNOVSKY (1965) : c'est une solution de tampon phosphate 0,1 M (pH 7,4) comprenant 1 % de formaldéhyde et 1,25 % de glutaraldéhyde. Les pièces histologiques sont ensuite prélevées et conservées à 4°C durant 24 heures dans une solution de tampon phosphate à 30 % de sucrose (RALSTON et SHARP, 1973).

Les tranches de cerveaux ou les globes oculaires sont congelés puis coupés au cryotome (40 µm d'épaisseur) sous -20°C.

Les coupes ainsi obtenues sont recueillies dans du tampon phosphate (0,1 M), lavées à l'eau distillée, révélées par la diaminobenzidine en solution dans du tampon Tris (pH = 7,6) et le péroxyde d'hydrogène (GRAHAM et KARNOVSKY, 1966) puis légèrement colorées par le bleu de Toluidine et montées au "Mounting médium".

L'observation microscopique et les microphotographies ont été réalisées sur microscope LEITZ-ORTHOMAT (Laboratoire de Parasitologie, Professeur L. EUZET, Dr J. GABRION).

V - DOSAGES RADIOIMMUNOLOGIQUES (R I A.)

Ces dosages radioimmunologiques permettent une détermination sensible et précise de la testostéronémie et de la teneur en LH des échantillons plasmatiques. Ces dosages ont été réalisés au Laboratoire en collaboration avec M. JALLAGEAS.

A - TESTOSTERONE (Tt)

On extrait la testostérone des échantillons de plasma (300 et 500 µl) par un mélange de solvants (éther de pétrole + éther éthylique 4/1) et son dosage est réalisé à l'aide des réactifs BIOMERIEUX (Réf. ^{3}H testostérone RIA-Kit).

Le principe du dosage est de faire incuber la testostérone à doser avec l'antisérum, en présence de testostérone tritiée et d'immunoadsorbant ce qui permet la séparation des fractions libre et liée.

Au cours de l'incubation, le stéroïde à doser entre en compétition avec le stéroïde tritié. La quantité de stéroïde marqué étant constante pour une même série de dosages, la quantité de radioactivité appartenant à la fraction liée est d'autant plus faible que la concentration en stéroïde à doser est plus importante.

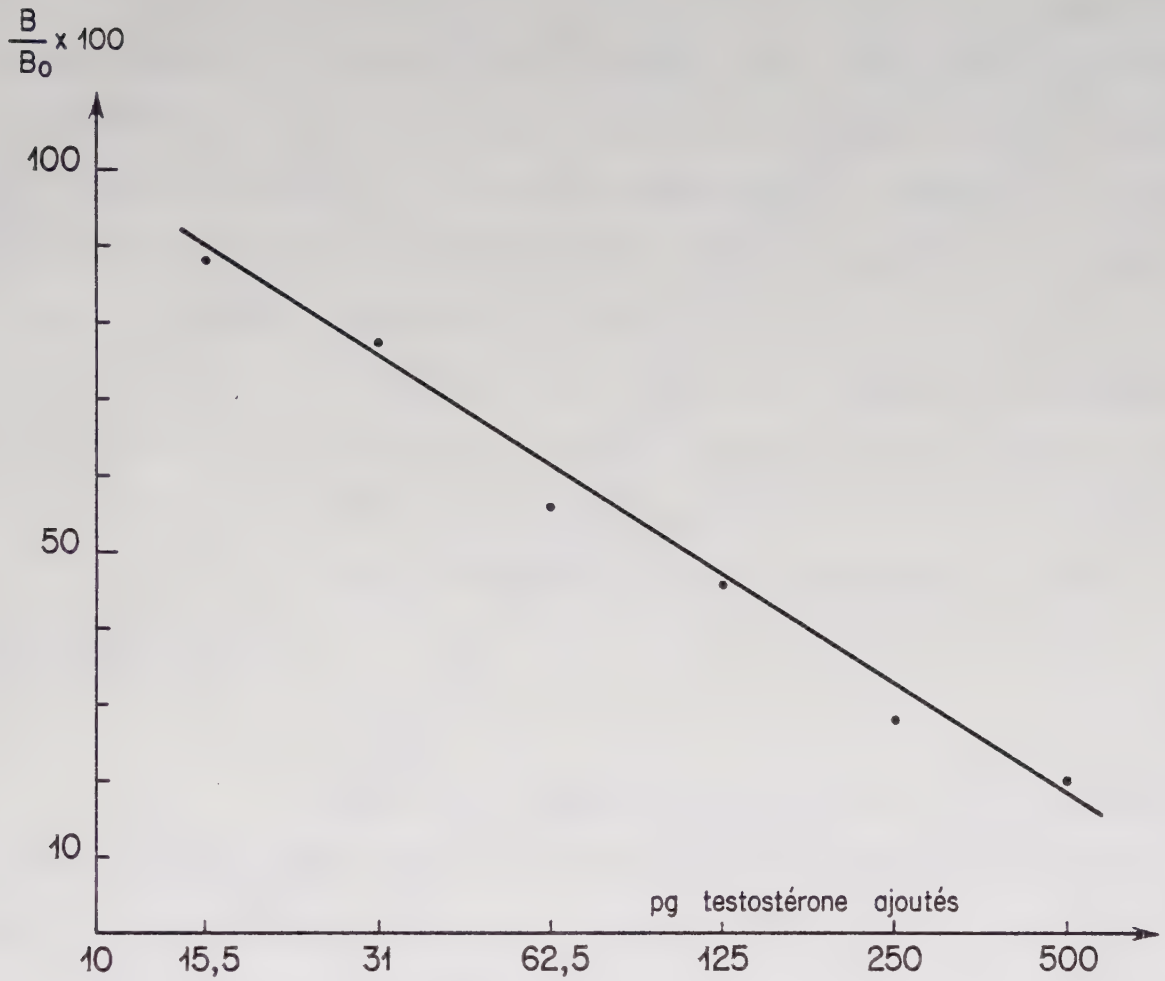


Fig. 6 - Dosage de la testostéronémie par radioimmunologie : courbe d'étalonnage en coordonnées semi-logarithmiques.

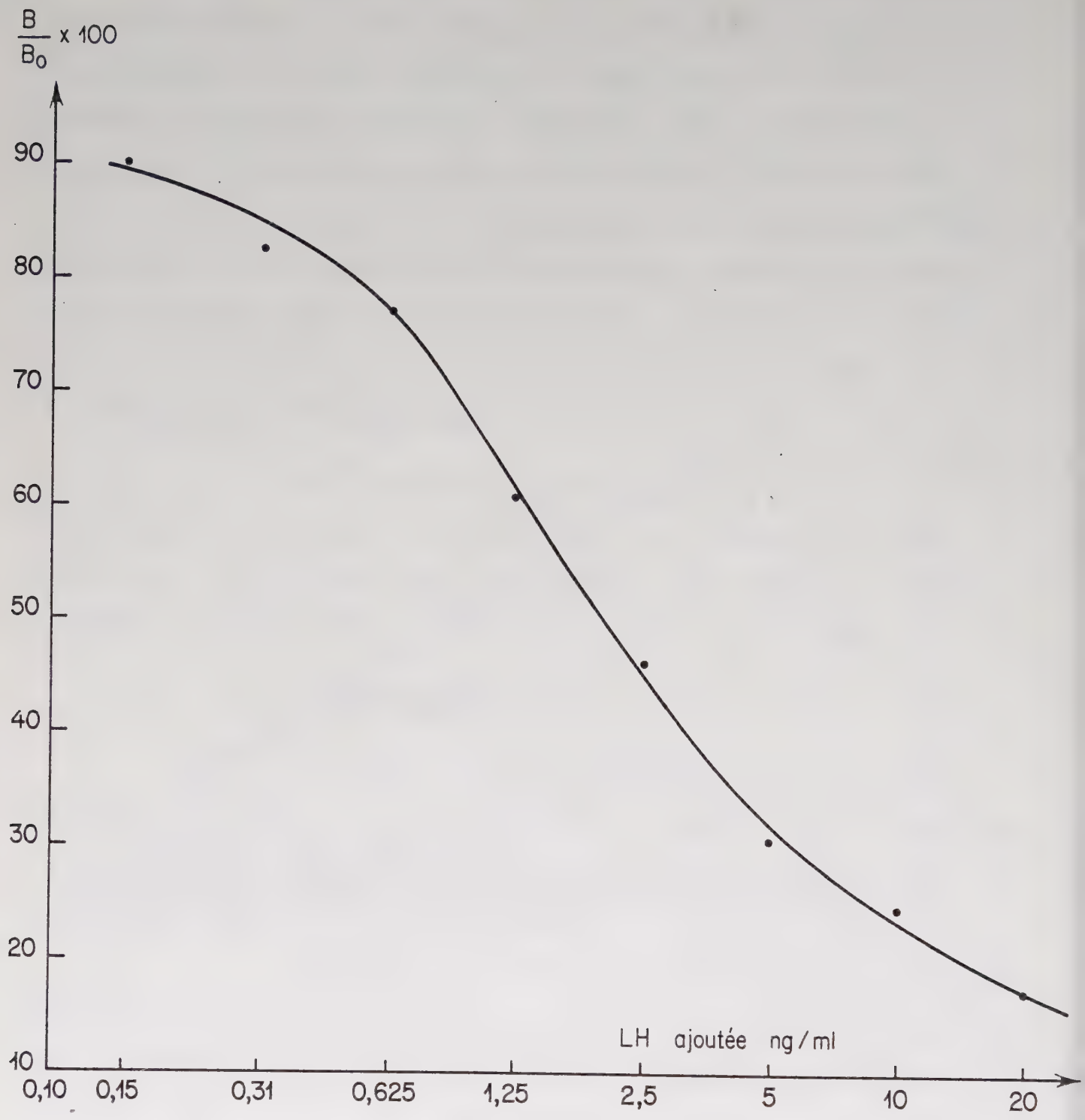


Fig. 7 - Dosage de la LH plasmatique par radioimmunologie : courbe standard en coordonnées semi-logarithmiques.

Après centrifugation, on compte la radioactivité du surnageant (compteur à scintillation Tri-Carb PACKARD 3375). Ce comptage représente la fraction libre à partir de laquelle on calcule la fraction liée par différence avec la radioactivité totale.

On trace la courbe d'étalonnage sur papier semi-logarithmique en portant en abcisses les quantités croissantes de testostérone (0-500 pg) et en ordonnées le pourcentage du rapport $\frac{B}{Bo}$ (où Bo représente la fixation maximale en absence de testostérone à doser, et B la radioactivité liée calculée pour chaque fraction de la gamme standard (cf. fig. 6).

On reporte alors sur cette courbe les rapports $\frac{B}{Bo}$ calculés pour chaque échantillon de plasma et on en déduit leur concentration en testostérone (en ng/10 ml).

Cette technique a été validée chez l'Oiseau par JALLAGEAS (1975).

B - LH

Le dosage radioimmunologique du taux plasmatique de l'hormone gonadotrope LH a été effectué selon la technique décrite par FOLLETT et al., (1972).

Les anticorps anti-LH fournis par le Professeur FOLLETT ont été développés chez le lapin à partir d'extraits hypophysaires de poulet, mais les auteurs précités ont montré qu'ils étaient parfaitement utilisables chez la caille. La durée du dosage est de quatre jours.

Le premier jour, l'anticorps convenablement dilué dans du sérum de lapin normal est mis à incuber avec la gamme standard de LH et les échantillons de plasma à doser (50 µl).

Le deuxième jour, on ajoute l'hormone marquée ^{125}I-LH.

Le troisième jour, on ajoute l'antisérum lapin qui, après une nuit d'incubation à 4°C, permet la précipitation des fractions LH et ^{125}I-LH liées à l'anticorps puisque ce dernier est lui-même dilué dans le sérum de lapin.

Le dernier jour, après centrifugation, on élimine le surnageant et on compte le culot de précipitation au compteur Autogamma PACKARD. On trace la courbe d'étalonnage (fig. 7) sur papier semi-logarithmique en portant en abcisses les quantités de LH exprimées en ng/ml (0,15 à 20), en ordonnées le pourcentage de radioactivité liée à l'anticorps et on déduit par référence à cette courbe les concentrations en LH des échantillons de plasma (ng/ml).

VI - TRAITEMENT DES RESULTATS

Le bloc de traitement statistique de mesures (H26) du DIDAC nous a permis de réaliser deux modes de traitement mathématique de la M U A.

1° - L'opération du sous-total nous permet d'obtenir la courbe de l'intégrale du spectre stocké dans la mémoire et consiste à effectuer pour chaque canal la somme de son contenu avec le contenu du canal précédent. Le résultat du sous-total est visualisé sous la forme d'une courbe sur l'écran de l'oscilloscope et elle est transcrite graphiquement sur l'enregistreur XY.

2° - L'opération d'intégration consiste à effectuer la somme des contenus successifs des canaux. Le résultat est un taux de comptage de la M U A et il est enregistré numériquement sur imprimante.

Dans ce mémoire, les résultats seront présentés sous forme de tableaux qui indiquent pour chaque groupe expérimental le nombre de données, la moyenne des données individuelles suivies de leur erreur type ($m \pm Sm$).

Nous avons utilisé les tests de Fisher-Snedecor et de Student pour comparer les moyennes de deux distributions (LISON, 1958).

R E S U L T A T S

E T

D I S C U S S I O N S

I

LE REFLEXE PHOTOSEXUEL
PARTICIPATION DES STRUCTURES NERVEUSES A LA REPONSE INDUITE PAR PHOTOSTIMULATION AMBIANTE

A - EFFETS DE LA SECTION DES NERFS OPTIQUES (ONX).

La double ONX a été pratiquée chez des cailles de 6 semaines, acclimatées à la photopériode de 6L-18D et dont la quiescence testiculaire avait été contrôlée par laparotomie exploratrice. Après l'intervention, les animaux sont répartis en deux lots (tableau I) :

- 5 animaux sont maintenus en jours courts (6L-18D)
- 5 animaux sont transférés en jours longs (18L-6D).

Dans les deux cas, ils sont comparés à des témoins entiers soumis aux mêmes photopériodes. L'autopsie survient au terme de 14 jours de traitement.

PHOTOPERIODE	TEMOINS	ONX	HMX
6 L - 18 D	38,1 ± 4,2 (8) *(181g)*	41,3 ± 6,2 (5) *(118g)*	29,7 ± 1,3 (4) *(115g)*
18 L - 6 D	2170 ± 173[a] (8) *(187g)*	1360 ± 187[a b] (5) *(128g)*	1350 ± 188[a b] (4) *(121g)*

a : $p < 0.01$ / 6L-18D
b : $p < 0.01$ / témoins
(n) : nombre d'animaux
(g) : poids corporel

Tableau I : Poids testiculaires (2T mg ; m ± sm) en fonction de la photopériode, de la section des nerfs optiques (ONX) et de l'hémisphérectomie (HMX).

Le poids des deux testicules reste toujours très faible (40 mg environ) chez tous les animaux maintenus sous 6L-18D. Par contre, le réflexe photosexuel se développe fortement lorsque les animaux, intacts ou aveuglés, sont soumis à la photopériode gonadostimulante. Le poids testiculaire atteint est cependant plus élevé chez les témoins (plus de 2g) que chez les cailles à nerfs optiques sectionnés (un peu moins de 1,5 g).

B - EFFETS DE L'HEMISPHERECTOMIE (HMX)

Les cailles non photostimulées (6L-18D) jusqu'à l'âge de 6 semaines et dont la quiescence testiculaire a été vérifiée subissent l'ablation des hémisphères cérébraux (fig. 8). Un délai post-opératoire de 4 semaines est respecté pour permettre aux animaux de

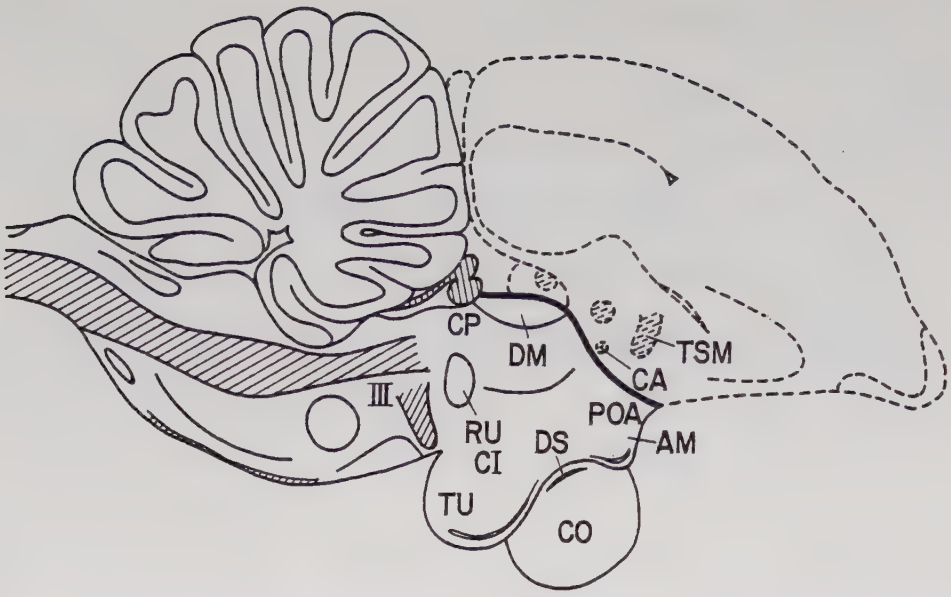


Fig. 8 - Hémisphérectomie chez la caille : plan parasagittal (latéralité = 0,3 mm) ; les structures exclues sont représentées par des tirets.

AM = *nucleus anterior medialis hypothalami*
CA = *commissura anterior*
CO = *chiasma opticum*
CI = complexe infundibulaire
CP = *commissura posterior*
DM = *nucleus dorsomedialis thalami*
DS = *decussatio supraoptica*
POA = *area preoptica*
RU = *nucleus ruber*
TSM = *Tractus septomesencephalicus*
TU = tuber
III = *nervus oculomotorius*

retrouver leur équilibre pondéral (ayant perdu toute initiative motrice, ils ne s'alimentent plus spontanément et sont entretenus par gavage). Les opérés sont alors répartis entre les boxes à jours courts (6L-18D) et à jours longs (18L-6D). Les animaux thalamiques sont comparés à des témoins entiers soumis aux mêmes conditions d'éclairement. L'amplitude du réflexe photosexuel est appréciée après 14 jours de traitement d'après le niveau pondéral atteint par les deux testicules dans les différents lots (Tableau I).

Comme dans l'expérience précédente, les animaux non photostimulés restent au repos sexuel (30 mg chez les HMX) cependant que la photostimulation imposée pendant deux semaines entraîne un développement important des testicules. Là encore, les animaux opérés restent un peu en-deçà (un peu moins de 1,5 g) de leurs témoins.

C - EFFETS DE LA DESAFFERENTATION (DAF) NERVEUSE DE L'HYPOTHALAMUS MEDIO-BASAL.

La composition des groupes expérimentaux est indiquée dans le tableau II. Au départ, toutes les cailles sont élevées en jours courts et leur quiescence testiculaire est contrôlée. Deux lots témoins (I) d'animaux entiers sont ou non photostimulés pendant deux semaines.

14 animaux subissent une opération à blanc (S-DAF = sham-déafférentation) puis sont répartis en fonction de la photopériode (II). Une désafférentation complète (rotation de 360° de la lame du couteau) est effectuée selon une orientation orthogonale (lot III, 90°) ou une angulation de 60° (lot IV) par rapport au plan horizontal. Selon la hauteur de la lame, la désafférentation sera dite haute (DAF-h : hauteur de la lame = 2,2 mm lots III, IV) ou basse (DAF-b = 1,8 mm, lot VI). La désafférentation hypothalamique, haute ou basse, peut enfin être cumulée avec la section bilatérale des nerfs optiques (lots V et VII).

Le réflexe photosexuel est testé 14 jours après l'opération.

Groupe / Photo-période	I Témoins	II Témoins S-DAF	III DAF-h 90°	IV DAF-h 60°	V DAF-h + ONX	VI DAF-b 90°	VII DAF-b + ONX
6 L - 18 D	38,1 ± 4,2 (8) *(181g)*	36,3 ± 4,7 (5) *(168g)*	---	---	---	---	---
18 L - 6 D	± 2170[a] 173 (8) *(187g)*	± 2393[a] 228 (9) *(164g)*	± 1212[a b] 205 (6) *(172g)*	± 1990[a] 209 (12) *(148g)*	749[a b] (2) *(157g)*	± 45,5[b] 11,6 (6) *(159g)*	22,2[b] (2) *(160g)*

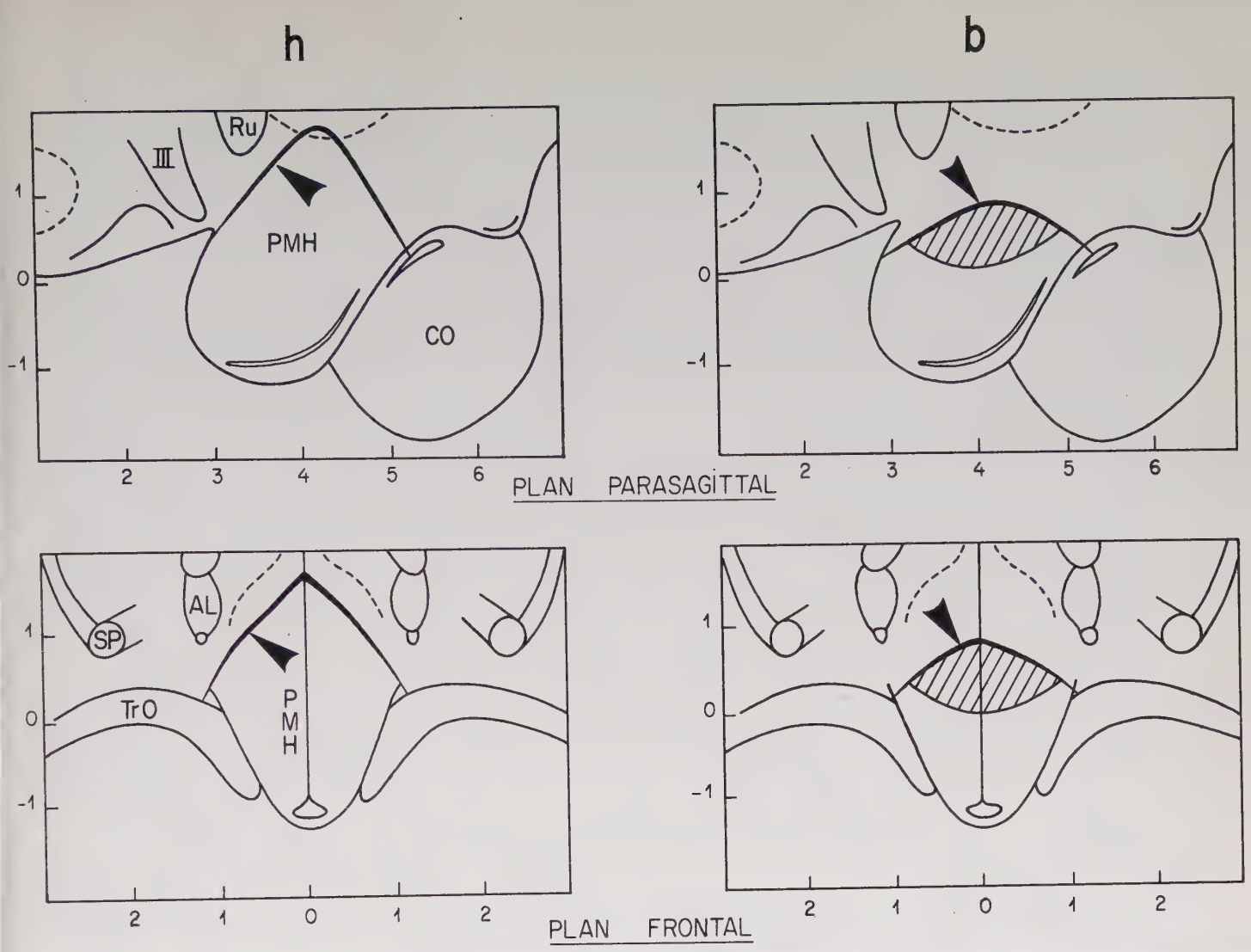
Tableau II. Poids testiculaire (mg) en fonction de la photopériode, de la section des nerfs optiques (V, VII) et de la désafférentation (III-VII) haute (DAF-h) ou basse (DAF-b) de l'hypothalamus.

a : $p < 0.01$ / I-6L.
b : $p < 0.01$ / I-18L.
(n): nombre d'animaux par groupe.
ONX : section des nerfs optiques.
(g): poids corporel.
S-DAF : désafférentation à blanc.

1 - Répercussions de la désafférentation hypothalamique haute (DAF-h)

Après deux semaines de photostimulation (18L-6D), le réflexe photosexuel se développe très normalement (plus de 2 g) tant chez les témoins intacts que chez les témoins opérés à blanc. La croissance testiculaire est également très stimulée après désafférentation haute de l'hypothalamus mais reste un peu inférieure, après DAF orthogonale (1,2 g) à celle que l'on observe après DAF angulée à 60° (2 g).

D'autre part, la double intervention, désafférentation haute de l'hypothalamus médio-basal combinée à la section bilatérale des nerfs optiques (DAF-h + ONX), laisse subsister une



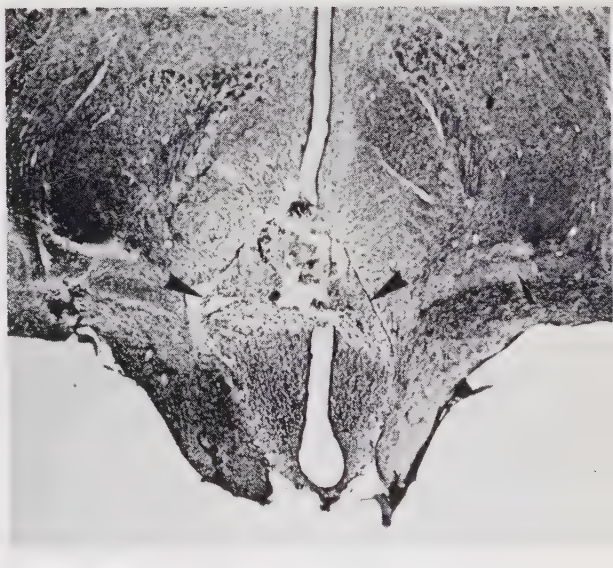


Fig. 9 - Désafférentations haute (h) et basse (b) du complexe infundibulaire. AL : *ansa lenticularis* ; CO = *chiasma opticum* ; PMH = *nucleus medialis hypothalami posterioris* ; RU = *nucleus ruber* ; SP = *nucleus subpretectalis* ; Tr O = *tractus opticus* ; III = *nervus III*. //// = lésion mécanique.

photogonadostimulation significative. L'hypotrophie testiculaire par rapport aux témoins et aux désafférentés photostimulés est cependant nette (750 mg contre environ 2 g).

L'examen microscopique des coupes de cerveau (fig. 9, h) montre que la partie proximale (par rapport à l'axe du couteau) de la trace de la lame est très marquée, les lèvres de l'incision étant encore bien distinctes au bout de deux semaines. La partie distale est en général le siège d'une intense gliose de substitution. Le sommet du cône délimitant la déconnexion nerveuse se situe au-dessus de la région dorsale de l'hypothalamus médio-basal, zone correspondant approximativement au *nucleus medialis hypothalami posterioris* et au *nucleus lateralis hypothalami posterioris*. Les limites de l'ilôt hypothalamique débordent donc largement le complexe infundibulaire (fig. 9,h).

Nous signalerons malgré tout une restriction. Deux animaux ont été éliminés du groupe III, malgré un développement testiculaire important (1 670 et 1977 mg). En effet, la trace laissée par le couteau est, dans ces deux cas, très dissymétrique, le cône de désafférentation étant pratiquement circonscrit dans la moitié droite du diencéphale.

2 - Contrôle de la désafférentation hypothalamique haute.

Nous noterons ici que les cailles opérées présentaient une forte polydipsie traduisant l'interruption du tractus supraoptico-hypophysaire.

Un contrôle plus probant a été effectué chez 6 animaux, 2 semaines après désafférentation haute du complexe infundibulaire. Une injection de 0,1 µl de solution de peroxydase du raifort a été effectuée en 30 minutes, par voie stéréotaxique, à

l'intérieur de l'ilôt hypothalamique. Le choix des coordonnées stéréotaxiques du site d'injection a tenu compte des résultats des lésions électrolytiques qui seront analysés plus loin (paragraphe D : *nucleus médialis hypothalami posterioris*, portion dorsale du complexe infundibulaire, fig. 10 a). 6 heures après l'injection, le traitement décrit au chapitre des "Matériel et Méthodes"(IV, B) est appliqué.

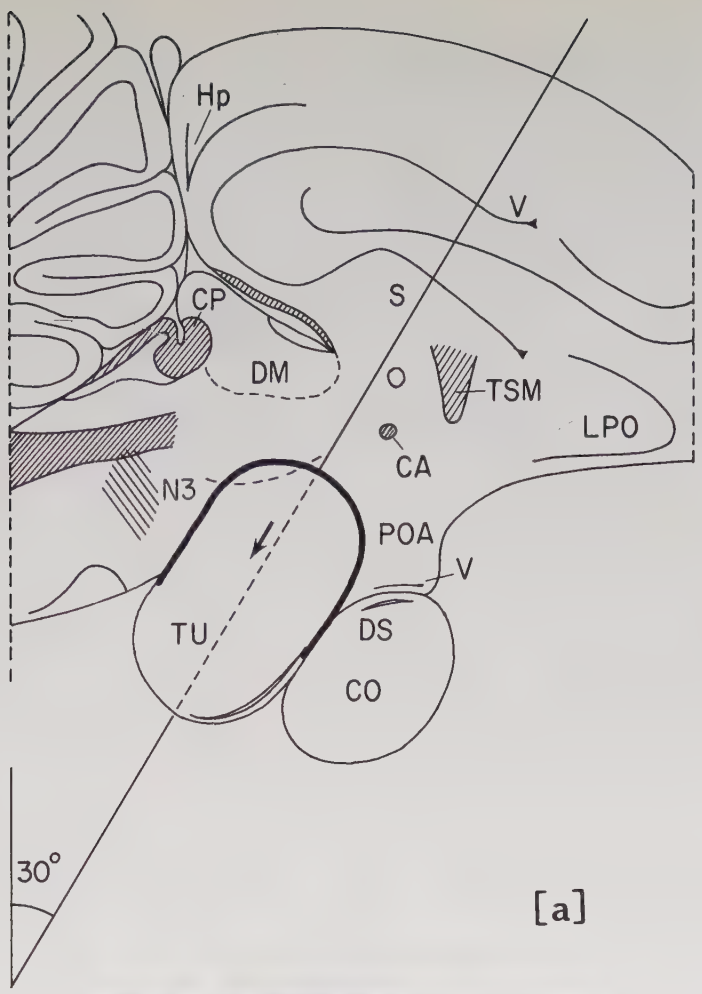
L'examen microscopique des coupes histologiques légèrement colorées au bleu de toluidine montre que le produit de réaction coloré, spécifique de l'oxydation de la diaminobenzidine en présence de péroxyde d'hydrogène, est limité, exclusivement, au site d'injection et à son voisinage immédiat circonscrit dans le cône de désafférentation (fig. 10 b).

La diffusion extra-cellulaire du produit de réaction s'étend en fait à l'ensemble du complexe infundibulaire, mais ne déborde pas les limites de la région désafférentée. D'autre part, il nous a été impossible d'observer le moindre marquage intracellulaire en dehors de la région désafférentée malgré un examen systématique des coupes sériées des cerveaux traités.

3 - Désafférentation hypothalamique basse (DAF-b, tableau II).

Dans ces groupes de cailles, on observe des poids testiculaires très faibles (valeurs extrêmes = 16,7 et 93,5 mg), que la désafférentation soit combinée ou non à la section des nerfs optiques.

Dans ce cas, l'examen microscopique des coupes de cerveaux montre (fig. 9b) une différence fondamentale avec la série précédente (DAF-h). En effet, pour tous les animaux, nous avons



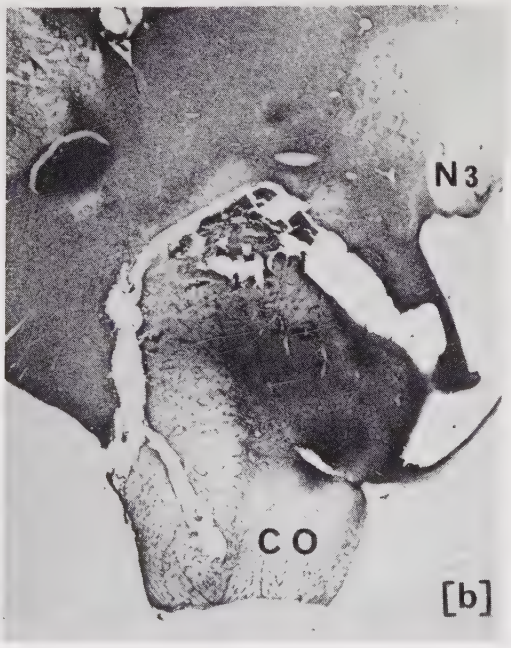


Fig. 10 - Injection ( ) de HRP dans le complexe infundibulaire désafférenté. CA = *commissura anterior*, CO = *chiasma opticum* ; CP = *commissura posterior* ; DM = *nucleus dorsomedialis thalami* ; DS = *decussatio supraoptica* ; Hp = *hippocampus* ; LPO = *lobus paraolfactorius* ; N_3 = *nervus oculomotorius* ; POA = *area preoptica* ; S = *septum* ; TSM = *tractus septo mesencephalicus* ; TU = tuber ; V = ventricule.

constaté que la désafférentation se double d'une très importante lésion mécanique centrée sur la région médio-dorsale du complexe infundibulaire. La rotation de la lame, au niveau de son point d'inflexion à la sortie du tube-guide, a provoqué le broyage de toute la structure avoisinante.

D - EFFETS DES LESIONS ELECTROLYTIQUES DE L'HYPOTHALAMUS.

Comme pour toutes les autres expériences le diamètre transversal initial du testicule gauche est évalué par laparotomie intercostale. Dans la semaine qui suit, les cailles subissent des lésions électrolytiques bilatérales symétriques selon des coordonnées permettant l'exploration systématique, dans le sens rostro-caudal, de tout l'hypothalamus (fig. 11, 12). Les animaux porteurs de lésions sont alors transférés en jours longs (18L-6D), ainsi que leurs témoins opérés à blanc (descente d'électrode sans faire passer le courant), et sacrifiés 14 jours plus tard. Un groupe de témoins est également maintenu en jours courts (6L-18D).

Pour le plus grand nombre d'animaux, les paramètres obtenus sont d'ordre pondéral : 1° - évolution du poids corporel au cours du traitement post-opératoire, la différence entre poids final et poids initial étant rapportée au poids initial en % (Δ P %), 2° - poids des testicules à l'autopsie en mg.

Pour nos séries d'expériences les plus récentes, il a été possible, grâce à M. JALLAGEAS et N. MAS, de déterminer les taux circulants de testostérone et de LH plasmatiques à l'aide de dosages radioimmunologiques.

La testostérone est indiquée en ng/10 ml (Tt), la LH en ng/ml. Seules ont été portées dans le tableau III les lésions bilatérales (L ± 0,3) qui interfèrent significativement avec le développement testiculaire des animaux photostimulés. Les lésions inefficaces ont été omises pour éviter une surcharge inutile. Elles ont par contre été représentées dans les figures 11 et 12.

1/ Lésions du complexe infundibulaire.

Le tableau III montre que les 16 témoins soumis à un éclairement de 18 h sur 24 pendant 14 jours répondent comme prévu par une forte poussée testiculaire. A l'autopsie, le poids des deux testicules dépasse 2 g alors que le repos sexuel reste de règle chez les cailles entières non photostimulées (17 mg). Les taux d'hormones circulantes corroborent parfaitement ces données pondérales puisque testostérone et LH plasmatiques sont très élevées après 2 semaines de photostimulation (24 ng/10 ml et 4,5 ng/ml respectivement) et sont très faibles lors du repos sexuel (0,7 ng/10 ml et 0,4 ng/ml).

Quant aux effets des lésions sur la sphère génitale, observés 14 jours après l'intervention, nous en distinguerons deux sortes :

a/ certaines lésions suppriment le réflexe photosexuel et leur localisation stéréotaxique précise (tableau III) est centrée sur deux zones. L'une dans le tuber, correspond à la partie postérieure du noyau infundibulaire basal (IB), l'autre, située nettement plus haut comprend une grande partie du *nucleus medialis hypothalami posterioris* mais le déborde largement et nous l'appellerons région infundibulaire dorsale (ID). Les lésions bilatérales de la zone IB ont des effets homogènes, le poids testiculaire étant toujours

LOT	Photo-période	Coordonnées Stéréotaxiques		n	Testicules (mg)	Tt ng/10 ml	LH ng/ml	ΔP %
CI	18L-6D	3,1	- 0,5	2	14,1	1,51[a] ±0,29	0,51[a] ±0,05	- 55
		3,5	- 0,5	7	35,3 ± 8,2[a]			+ 29
		3,8	+ 0,1	7	36,9 ± 17,6[a]			- 9
		3,8	+ 0,7	3	215,9 ± 61,6[a]			+ 4
		4,0	+ 0,8	8	192,0 ± 21,5[a]			+ 1
		4,0	+ 0,5	6	53,2 ± 14,5[a]			+ 2
		4,2	+ 0,2	6	21,8 ± 3,3[a]			+ 10
		4,5	+ 0,5	3	29,2 ± 12,1[a]			+ 10
		4,5	+ 0,7	3	179,2 ± 33,7[a]			+ 10
		4,5	0	4	221,1 ± 29,6[a]			+ 12
HA-PO	18L-6D	6,2	+ 0,3	3	100,6 ± 13,6[a]	1,43[a] ±0,20	0,72[a] ±0,13	+ 7
		6,5	+ 1	7	19,8 ± 2,9[a]			+ 13
		6,5	+ 1,2	4	56,1 ± 13,0[a]			+ 8
				8	21,1 ± 3,5[a]			+ 11
T	18L-6D			12	2074 ± 399	24,3 ± 3,7	4,48 ±0,67	+ 7
				4	2240 ± 360			+ 9,5
T	6L-18D			6	16,8 ± 1,1[a]	0,72[a] ±0,03	0,38[a] ±0,01	+ 10

Tableau III. Blocage du réflexe photosexuel après lésions bilatérales symétriques (L ± 0,3) du complexe infundibulaire ou de la région préoptico-suprachiasmatique.

CI = complexe infundibulaire ; HA-PO = complexe hypothalamique antérieur-préoptique.
T = témoins.

a : $p < 0.01$ / témoins 18L-6D ; n = nombre d'animaux.

ΔP % : Poids $\frac{\text{final-initial}}{\text{initial}}$ X 100.

Fig. 11 - Représentation schématique des lésions placées dans le complexe infundibulaire.

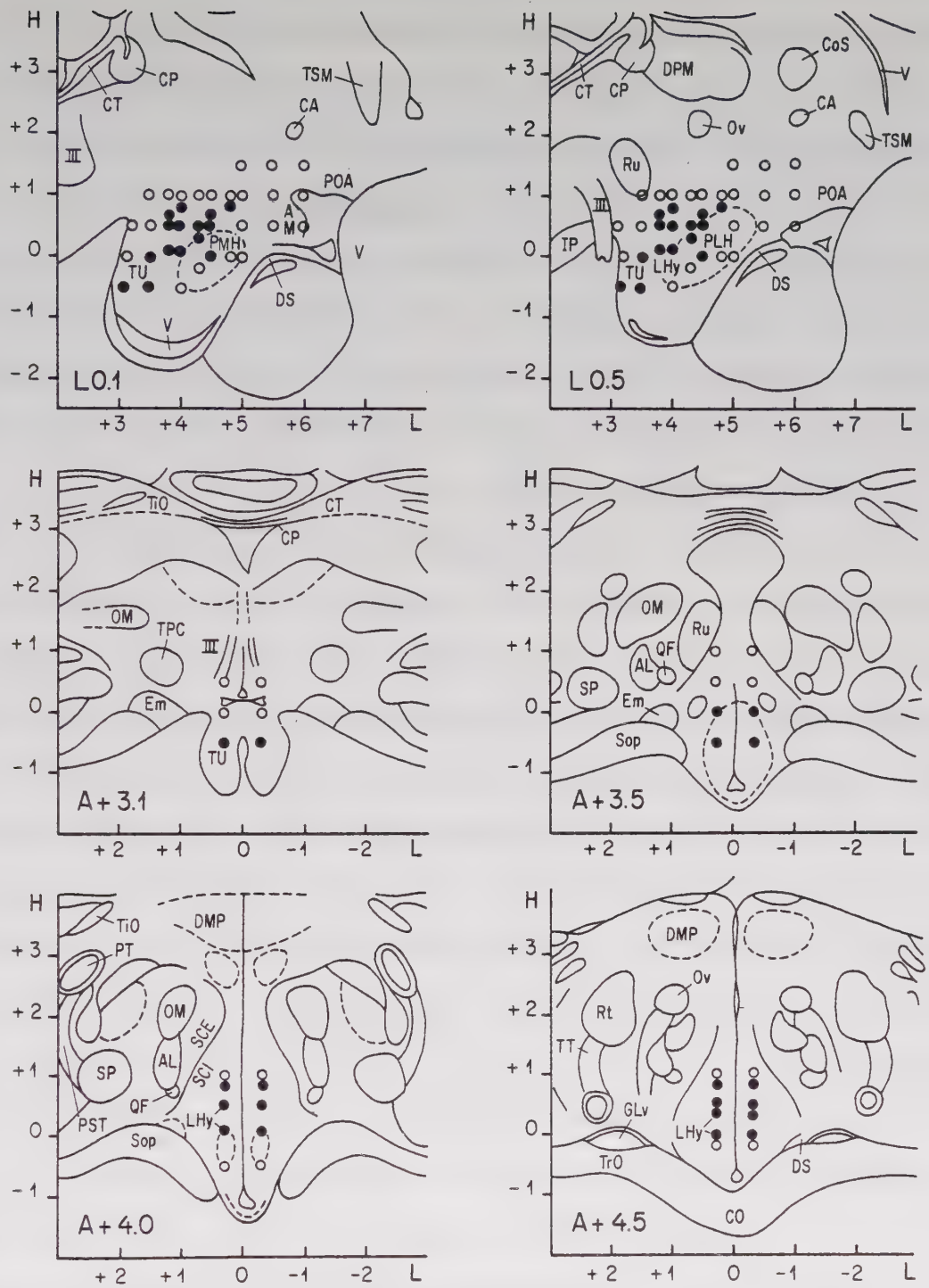
Les coordonnées stéréotaxiques sont indiquées en mm (A = antériorité, H = hauteur, L = latéralité).

● = lésions qui inhibent le réflexe photosexuel

○ = lésions inefficaces

A.L, *Ansa lenticularis* ; A.M., *nucleus anterior medialis hypothalami* ; C.A., *commissura anterior* ; C.O., *chiasma opticum* ; CoS, *nucleus commissuralis septi* ; CP, *commissura posterior* ; CT, *commissura tectalis* ; DMP, *nucleus dorsomedialis posterior thalami* ; DS, *decussatio supraoptica* ; Em, *nucleus ecto-mamillaris* ; GLv, *nucleus geniculatus lateralis pars ventralis* ; LHy, *nucleus lateralis hypothalami*; OM, *tractus occipito mesencephalicus* ; Ov, *nucleus ovoidalis* ; PLH, *nucleus posterior lateralis hypothalami* ; PMH, *nucleus posterior medialis hypothalami* ; POA, *area preoptica* ; PT, *nucleus pretectalis*; PST, *tractus pretecto-subpretectalis* ; QF ., *tractus quinto-frontalis* ; Ru, *nucleus ruber* ; SCE, *stratum cellulare externum* ; SCI, *stratum cellulare internum*; Sop, *stratum opticum* ; SP, *nucleus subpretectalis* ; Tio, *tractus isthmo-opticus* ; TPC, *nucleus tegmenti pedunculo-pontinus pars contracta* ; Tro, *tractus opticus* ; TSM, *tractus septo-mesencephalicus* ; TT, *tractus tecto-thalamicus* TU, tuber ; V, ventricule ; III, *nervus oculomotorius*; Rt, *nucleus rotundus*.

Chaque point (● ou ○) représente 3 à 8 animaux.


H
+3
+2
+1
0
-1
-2
CP
CT
TSM
CA
III
POA
A
MO
PMH
TU
V
DS
L0.1
+3 +4 +5 +6 +7 L
CoS
DPM
Ov
Ru
IP
PLH
LHy
L0.5
TiO
OM
TPC
Em
A+3.1
+2 +1 0 -1 -2 L
QF
AL
SP
Sop
A+3.5
PT
PST
SCE
SCI
A+4.0
Rt
TT
GLv
TrO
CO
A+4.5

maintenu en-dessous de 40 mg en moyenne, malgré la photostimulation. Celles de la région ID montrent l'existence d'un foyer (A + 4,0 à + 4,5 ; H + 0,2 à + 0,5) dont la destruction est très efficace (2 T = 35 mg en moyenne). Lorsque les dosages radioimmunologiques de la testostérone et de la LH plasmatiques ont pu être effectués, ils fournissent des valeurs très inférieures à celles notées précédemment chez les témoins éclairés. Autour de ce foyer, se trouve une zone dont l'élimination est moins régulièrement efficace, encore que le poids testiculaire observé reste toujours très inférieur à celui des témoins photostimulés.

b/ d'autres lésions (fig. 11) n'ont aucun effet sur la réponse des gonades à la lumière. Il nous a semblé inutile d'analyser plus en détail ces données pondérales puisque les testicules atteignent toujours un développement analogue à celui des animaux entiers, et nous nous sommes borné à indiquer, en coupes parasagittales ou frontales, l'emplacement de ces destructions électrolytiques non suivies d'effet inhibiteur du réflexe photosexuel. Notons que les régions ainsi marquées peuvent se situer fort près des précédentes, en particulier dans la région infundibulaire basse ou moyenne.

Nous avons également limité à quelques exemples l'illustration histologique de ces résultats (fig. 13).

Une dernière remarque sur les conséquences des lésions bilatérales du complexe infundibulaire porte sur l'évolution du poids corporel des animaux opérés. Le plus souvent, celui-ci augmente très légèrement. Deux groupes évoluent de façon plus spectaculaire : dans un cas (il s'agit de lésions très postérieures du noyau infundibulaire basal, à la limite de l'émergence du nerf III), le poids accuse une chute considérable au cours des deux

semaines de traitement post-opératoire, dans l'autre cas, il s'agit toujours du noyau infundibulaire basal, c'est au contraire une augmentation importante (29 %) du poids corporel que l'on observe.

2/ Lésions des régions hypothalamique antérieure et préoptique.

Nous avons renoncé, à ce stade, à dissocier systématiquement ces deux composantes étant donné l'importance relative du volume des lésions (0,6 à 0,8 mm de diamètre, les paramètres du courant continu étant ramenés à 500 µA et 30 s), d'une part, et l'exiguïté des structures en cause, d'autre part.

Même si notre maîtrise du système stéréotaxique que nous avons élaboré pour le cerveau de caille nous permet d'assurer une précision de l'ordre de 0,2 mm lors de nos descentes d'électrodes, un recouvrement partiel des régions atteintes par l'électrocoagulation est inévitable. D'après les coordonnées stéréotaxiques (tableau III), deux foyers de lésions permettent de bloquer le réflexe photosexuel. Dans un cas sont détruites les structures proches du récessus supraoptique, comprenant en particulier la région suprachiasmatique (fig. 12,13) et le poids testiculaire est limité à 100 mg, mais nous n'avons malheureusement que trois animaux survivants,le taux de mortalité étant excessivement élevé. Dans l'autre cas, les formations détruites situées plus en avant et plus dorsalement appartiennent à l'aire préoptique. Les moyennes des poids testiculaires vont alors de 20 à 30 mg pour des taux hormonaux faibles : 1,4 ng/10 ml pour la testostérone et 0,7 ng/ml pour la LH. Quelque soit l'emplacement précis du foyer des lésions inhibitrices, le poids corporel n'est pas significativement modifié.

Là encore, seules les interventions efficaces sont portées au tableau III. Celles qui ne perturbent pas le réflexe photosexuel sont simplement indiquées sur les schémas de la fig. 12.

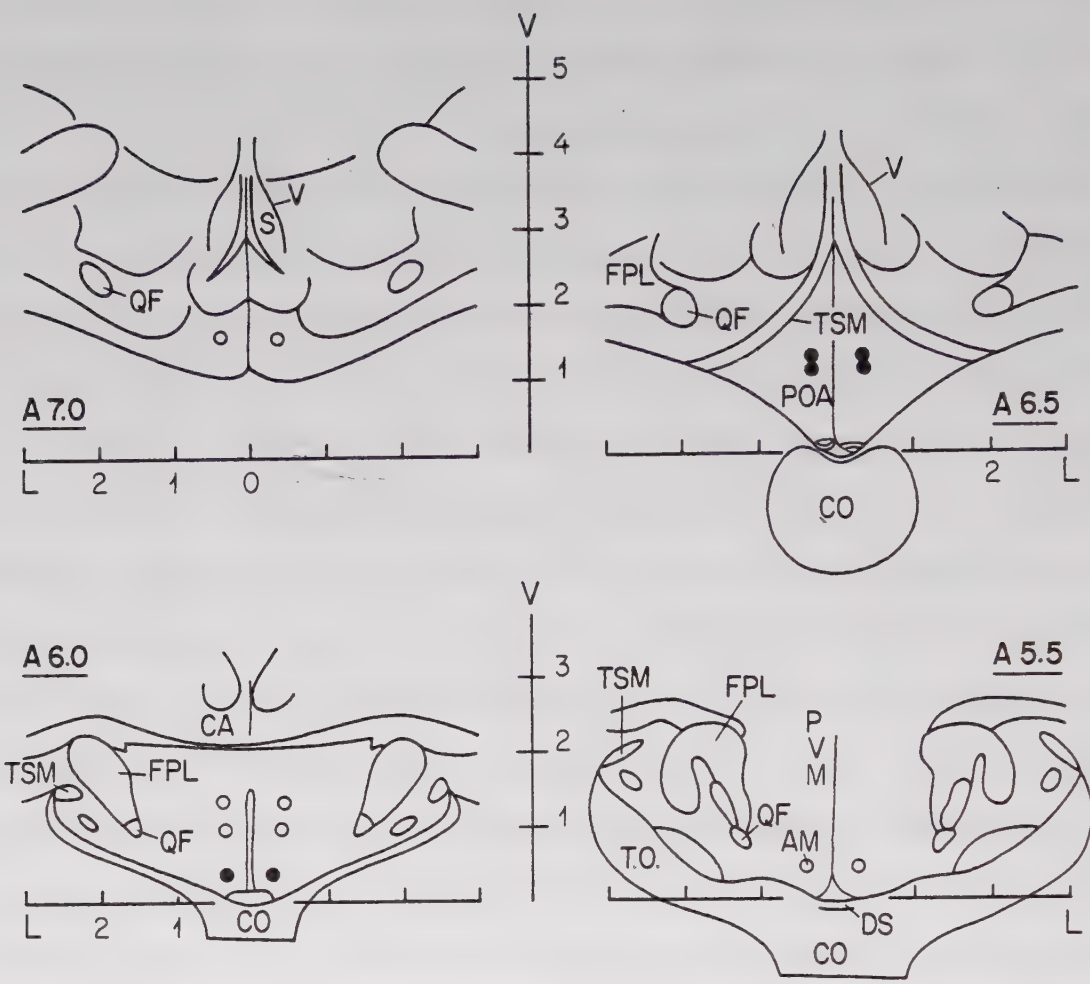


Fig. 12 - Effet des lésions bilatérales de la région hypothalamique antérieure - préoptique.

● = blocage du réflexe photosexuel.

○ = réflexe photosexuel normal.

AM = *nucleus anterior medialis hypothalami* ; CA = *commissura anterior* ; CO = *chiasma opticum* ; DS = *decussatio supraoptica* ; FPL = *fasciculus prosencephali lateralis* ; POA = *area preoptica* ; PVM = *nucleus periventricularis magnocellularis* ; QF = *tractus quinto-frontalis* ; S=*septum*; TO = *tractus opticus* ; TSM = *tractus septo-mesencephalicus*; V = *ventriculus*.

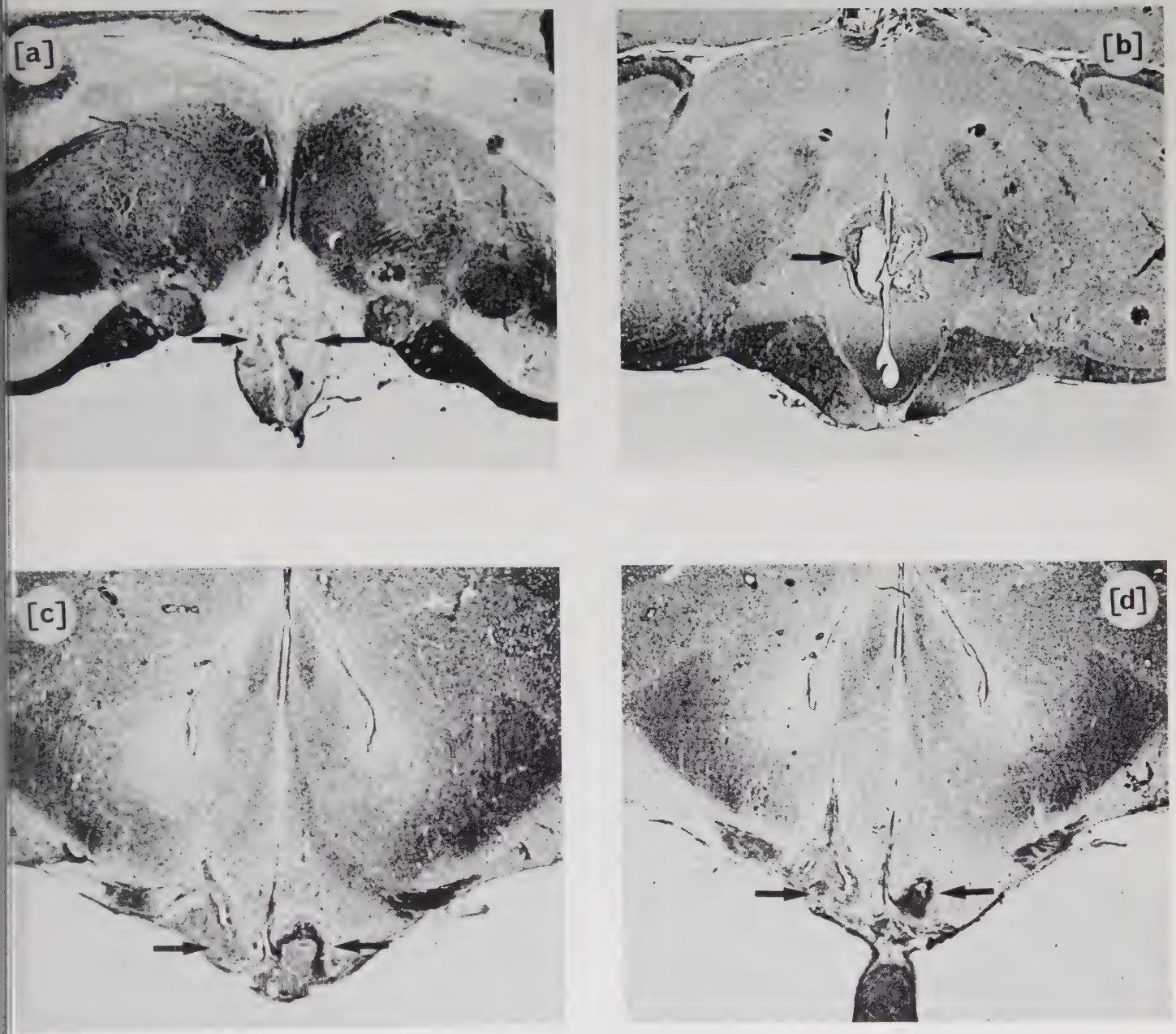


Fig. 13 = Illustrations histologiques des lésions inhibitrices du réflexe photosexuel.

a = partie postérieure du noyau infundibulaire basal (IB)

b = région infundibulaire dorsale (ID)

c = aire préoptique (POA)

d = noyau suprachiasmatique

E - EFFETS DE LA DESAFFERENTATION HYPOTHALAMIQUE CUMULEE AVEC LES LESIONS PREOPTICO-SUPRACHIASMATIQUES

Le protocole expérimental un peu plus complexe est indiqué dans la fig. 14. Un lot de 19 cailles issues du box à photopériode courte (6L-18D) et au repos sexuel (laparotomie : diamètre testiculaire inférieur à 2 mm) est séparé en trois groupes. Le lot I, destiné à servir de référence n'est pas opéré et est simplement transféré en photopériode gonadostimulante, ce qui se traduit par une forte augmentation du diamètre transversal du testicule observé lors de la seconde laparotomie exploratrice (plus de 10 mm), puis par un poids testiculaire dépassant 3 g à l'issue de l'expérience.

Les animaux des deux autres lots (II et III), subissent une lésion bilatérale antérieure (A + 6,3; L $\pm$ 0,3; H + 0,6) le lendemain de la première laparotomie. Ils sont ensuite soumis à la photopériode 18L-6D. Une seconde laparotomie exploratrice intervient à l'âge de 8 semaines et permet de constater que les testicules restent au repos (diamètre transversal inférieur à 2 mm). Le groupe II, sans autre intervention, est replacé sous jours longs jusqu'au terme de l'expérience, mais la photostimulation reste inefficace (2 T = 22 mg).

Quant au groupe III, il subit, au lendemain de la deuxième laparotomie, une désafférentation du complexe infundibulaire. Cette désafférentation est pratiquée selon un angle de 60° avec le plan horizontal (fig. 15 a,b). En réalité, nous avons dû adapter notre méthodologie pour aboutir car, en s'en tenant aux paramètres exposés plus haut (*i.e.* courant de lésion de 500 µA pendant 30 s et rotation de 360° de la lame du couteau), deux animaux seulement sur 60 opérés avaient survécu.

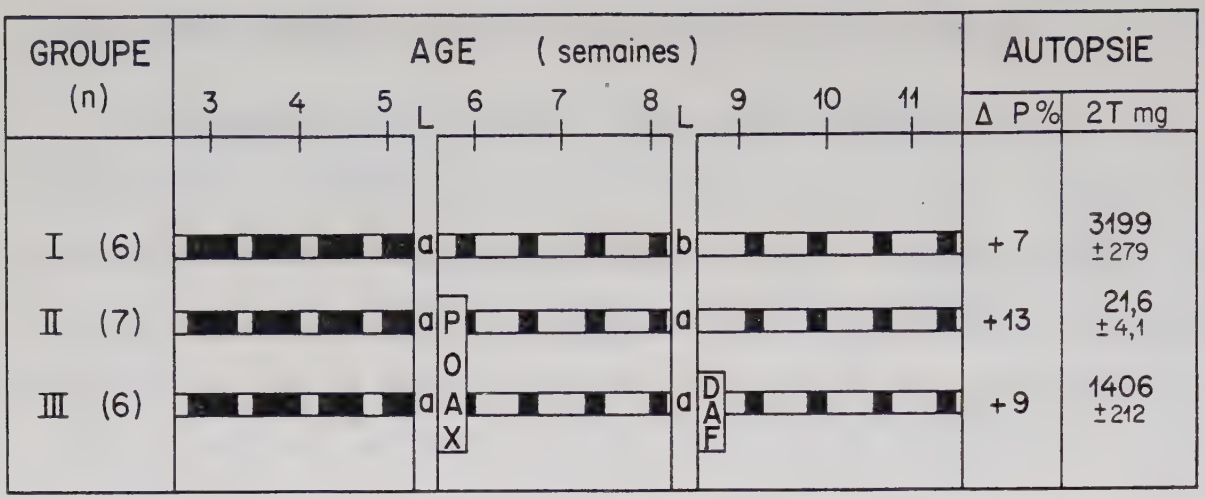
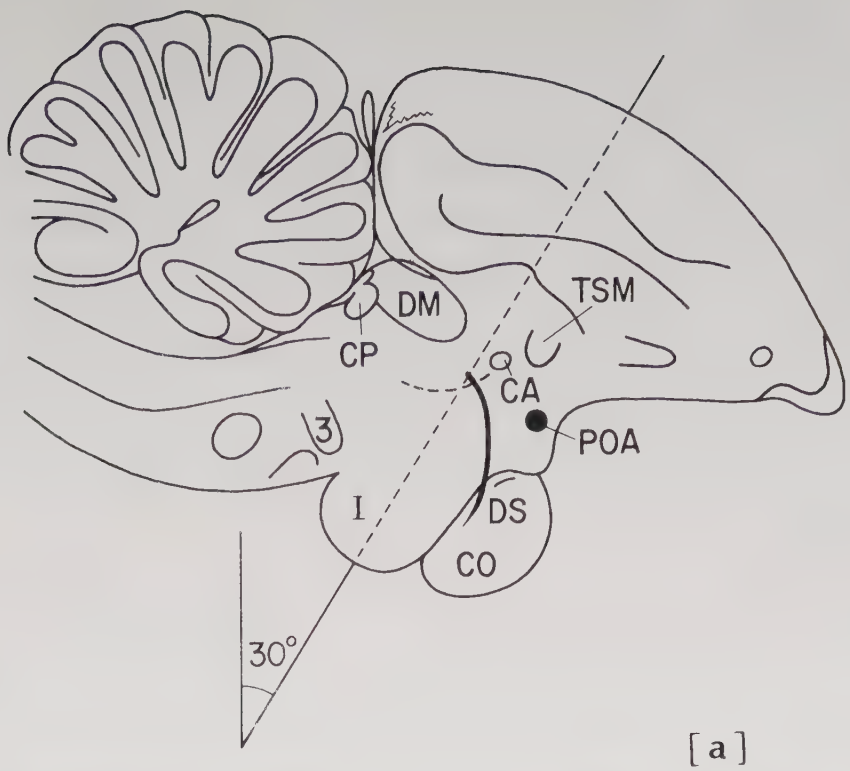


Fig. 14 - Protocole expérimental et résultats de la double intervention.

L = laparotomie ; Δ P % = variations de poids corporel.
Conditionnement testiculaire = diamètre transversal : a < 2 mm, b > 10 mm.
POAX = lésion de l'aire préoptique.
DAF = désafférentation du complexe infundibulaire.
n = nombre d'animaux.
▭▬▭ photopériode 6L-18D. ▬▭▬ 18L-6D.

Pour réduire ce taux de mortalité, les lésions ont donc été faites en faisant passer un courant de 100 µA seulement pendant 40 s. Les lésions obtenues étant évidemment de volume moindre, leur efficacité était plus aléatoire et 50 % des cailles lésées ont répondu à la photostimulation par un développement testiculaire partiel et ont dû être écartées. Le décompte des groupes II et III (fig. 14) n'indique évidemment que les lésions efficacement inhibitrices du réflexe photosexuel. Une autre modification méthodologique a par ailleurs été apportée dans le but de réduire la mortalité. Au lieu d'imprimer une rotation de 360° autour de son axe au couteau de désafférentation, nous l'avons limitée à 125° de part et d'autre du plan sagittal médian de façon à obtenir une DAF antéro-latérale partielle de 250° seulement.



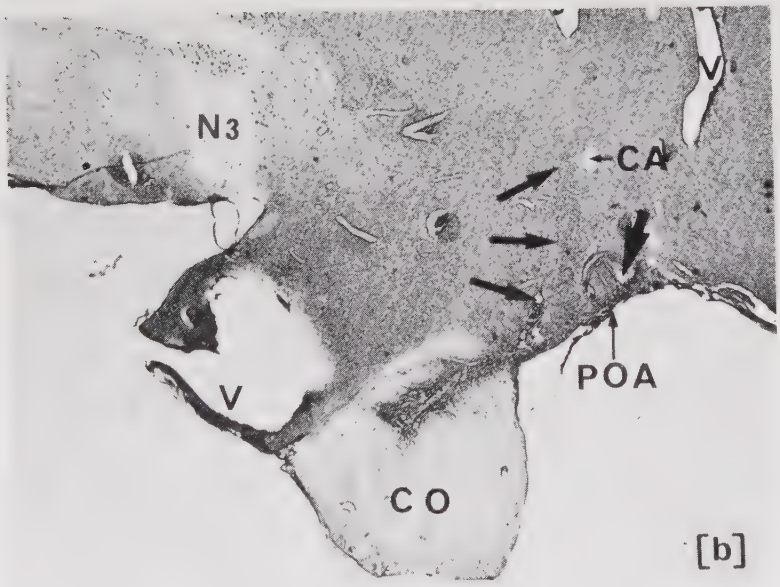


Fig. 15 - Juxtaposition d'une lésion préoptique (POA) et d'une désafférentation antérolatérale (➨) du complexe infundibulaire (I). CA = *commissura anterior* ; CO = *chiasma opticum* ; CP = *commissura posterior* ; DS = *decussatio supraoptica* ; TSM = *tractus septo mesencephalicus* ; V = ventricule ; 3 = *nervus oculomotorius*.

Les animaux qui ont subi cette DAF antéro-latérale sont alimentés par sonde oesophagienne jusqu'à l'autopsie pour éviter les effets d'une éventuelle aphagie et pour maintenir leur équilibre hydrique en compensation de leur polyurie. Le poids corporel est effectivement aussi bien maintenu dans ce groupe que dans les autres lots. Par contre, les testicules des animaux du lot III (et donc POA.X puis DAF) amorcent une remontée très nette puisque partant d'un diamètre testiculaire inférieur à 2 mm lors de la seconde laparotomie (traduisant l'effet inhibiteur de la lésion seule) on atteint plus de 1 g lorsque la désafférentation est surajoutée.

F - DISCUSSION

Chez les Oiseaux, l'action gonadostimulante de la lumière blanche a été démontrée depuis fort longtemps, par les expériences de ROWAN (1925), BISSONNETTE (1930) et KIRSCHBAUM (1933). Loin d'accepter l'hypothèse initiale d'une intervention de récepteurs dermiques localisés au niveau des parties dénudées du corps - des pattes en l'occurence (ROWAN) - le Professeur Jacques BENOIT, dès 1934, montrait que l'action céphalique de la lumière pouvait être considérée comme la cause principale de la mise en jeu du mécanisme gonadotrope hypophysaire. Si un éclairement permanent entraîne en effet un développement intense des testicules du canard impubère ou au repos sexuel, la mise hors jeu des récepteurs céphaliques réalisée par l'encapuchonnement de la tête supprimait ce qui fut dès lors nommé le "Réflexe opto-sexuel" ou "Réflexe photo-sexuel" (Benoit, 1934-1937). L'importance du contrôle hypothalamique de la fonction gonadotrope semble être une règle générale chez les Oiseaux (revue in ASSENMACHER, 1958 ; BAYLÉ, 1968a).

1/ Une longue série de travaux (par exemple, BENOIT, 1935a ; 1964 ; 1974 ; UNDERWOOD et MENAKER, 1970) ont tenté d'apporter la démonstration du rôle joué par les yeux dans le mécanisme de la photogonadostimulation . C'est un problème que nous retrouverons à différentes reprises et que nous aborderons sous différents angles. Si, dès 1935, BENOIT proposait que la lumière agissait par excitation première de la rétine (ou de certains éléments rétiniens, par exemple, les cellules de BECHER, 1953), il démontrait également (1935 b,c) que la section des nerfs optiques ne supprimait pas le développement testiculaire induit par la stimulation lumineuse chez le canard Pékin.

Considérant que les structures optiques périphériques (tractus optique, cellules rétiniennes) sont dérivées de la paroi du diencéphale, la section des nerfs optiques représente dans notre esprit la première étape de notre série d'expériences visant à préciser la participation des structures nerveuses dans la réponse gonadotrope à la photostimulation ambiante. Comme chez le canard (BENOIT, 1938 a, b) le réflexe photosexuel se développe chez la caille aveuglée, qu'il s'agisse d'une section bilatérale des nerfs optiques (FOLLETT, 1967, OLIVER, 1972 et résultats exposés ci-dessus) ou d'une double énucléation (OISHI et al., 1966 ; SAYLER et WOLFSON, 1968 ; OISHI et LAUBER, 1973).

La participation des photorécepteurs rétiniens au processus de gonadostimulation est très controversée. Nombreux sont les auteurs à l'avoir infirmée (HOMMA et SAKAKIBARA, 1971, chez la caille ; MENAKER, 1968, 1969 ; MENAKER et KEATTS, 1968, chez le moineau domestique ; GWINNER et al., 1971, chez le moineau à tête couronnée ; OOKAWA, 1970, chez le poulet). On a également montré que les yeux ne sont pas indispensables pour que surviennent, en réponse

aux modifications de la photopériode, une augmentation du taux plasmatique de LH et une croissance de l'ovaire et de l'oviducte chez le moineau (YOKOYAMA et FARNER, 1976), ou une augmentation de la ponte d'oeufs chez la poule (HARRISON, 1972). Nous ne ferons que noter ici, puisque nous y reviendrons avec la discussion de résultats de dosages hormonaux (BONS et al., 1975), que le poids testiculaire atteint après deux semaines de photostimulation est plus faible chez des cailles à nerfs optiques sectionnés que chez des cailles intactes (cf. tableau I), ce qui pourrait traduire une intervention partielle des photorécepteurs périphériques, encore que le facteur alimentaire (dénutrition initiale après l'opération) ne puisse être exclu, même si une compensation ultérieure permet une récupération du poids corporel au moment de l'autopsie.

Il est évident qu'il est infiniment plus aisé de présenter les arguments physiologiques en faveur d'une photoactivation profonde, encéphalique, la photogonadostimulation de l'oiseau aveuglé en témoigne.

2/ Reste à localiser le ou les sites de cette activation produite par l'énergie lumineuse. Il est bien connu (cf. revue in BENOIT, 1970) que les radiations visibles pénètrent, à travers les plans cutanés et osseux, jusqu'aux structures nerveuses profondes. Par ailleurs, les formations télencéphaliques ne paraissent pas être indispensables au réflexe photosexuel puisque l'hémisphérectomie ne le supprime pas. Introduisons pourtant ici la même nuance qu'à propos de la section des nerfs optiques : le poids testiculaire des cailles hémisphérectomisées est moins important que celui des témoins (tableau I), indice de perturbations d'ordre sensori-moteur (il faut alimenter ces animaux qui ont perdu toute initiative motrice et chez lesquels les seuils sensoriels sont considérablement augmentés) ou d'une éventuelle influence trophique des formations supérieures sur les centres diencéphaliques.

Il semble néanmoins que les parties tout à fait rostrales et dorsales du diencéphale ne soient pas nécessaires à l'expression du réflexe photosexuel puisque (BAYLÉ et al., 1975) l'excision chirurgicale des deux hémisphères entraîne dans la plupart des cas un arasement des structures profondes allant de la commissure postérieure aux régions situées en-dessous du tractus septo-mésencéphalique (fig. 8). Il est certain que, dans ces conditions, le thalamus rostro-dorsal et la région préoptique peuvent être affectés par le processus opératoire. Une atteinte marginale de ces formations diencéphaliques pourrait expliquer que nos animaux "thalamiques" ne récupèrent jamais leur activité alimentaire spontanée, même dans le cas de survie prolongée (dans quelques cas, celle-ci a dépassé six mois). Puisque le développement des gonades est encore induit par la lumière chez la caille hémisphérectomisée, il faut admettre que les stimulations lumineuses sont exploitées et transformées en messages gonadotropes par les formations diencéphaliques, sans que, dans ce cas, les structures télencéphaliques y participent. Deux possibilités d'acheminement de ces stimulus lumineux existent : soit par voie optique (rétine, nerf optique puis trajet intracérébral sur lequel nous reviendrons), soit, directement, par pénétration transcrânienne. N'ayant pas pratiqué la double intervention, hémisphérectomie plus section des nerfs optiques, nous manquons de données plus précises.

3/ Le télencéphale ne paraissant pas indispensable au réflexe photosexuel, il nous fallait donc aborder l'étude des formations diencéphaliques et, à ce niveau encore, la logique indiquait de procéder par élimination. Nous nous sommes tourné vers la désafférentation selon la technique de HALASZ et PUPP (1965) de manière à ne conserver qu'une partie plus ou moins importante du diencéphale en connexion avec la jonction neuro-hémale de l'éminence médiane. Au cours de la

mise au point de cette technique qui était alors inédite chez l'Oiseau, nous avons constaté que des désafférentations réalisées avec une lame de 1,8 mm de hauteur et progressivement coudée à la sortie du tube guide supprime le développement testiculaire photo-induit. Par contre, lorsque la lame est plus grande (2,2 mm) et qu'elle forme un angle plus ouvert (90°) avec l'axe du couteau, la photostimulation entraîne une réponse des gonades (OLIVER et al., 1973). Or, sensiblement à la même époque, DAVIES et FOLLETT, 1974 d'une part, WADA , 1974 d'autre part, présentaient des résultats divergents puisque leurs expériences de désafférentation ne permettaient jamais au réflexe photosexuel de se développer. L'analyse de ces diverses données montrait une différence d'angulation de l'axe du couteau. Nous avions travaillé à 90° du plan horizontal de notre système de contention. Or, par construction, nous avions défini une position de la tête très inclinée vers l'avant (45° barre de bec/ barre d'oreilles), les autres auteurs travaillant selon un plan moins incliné. Nous avons donc rectifié l'axe de notre couteau en le portant à 60° du plan horizontal, ce qui nous plaçait effectivement beaucoup mieux dans l'axe du complexe infundibulaire. Or, dans ces conditions nos animaux désafférentés continuent à répondre à l'éclairement par une importante croissance testiculaire. DAVIES et FOLLETT (1975a) ayant soulevé l'hypothèse de la persistance éventuelle d'afférences très latérales pouvant échapper à l'interruption, nous avons testé cette possibilité. En premier lieu, il ne saurait s'agir de fibres d'origine rétinienne puisque la désafférentation haute couplée à la section des nerfs optiques n'empêche pas les testicules de se développer chez les cailles placées en jours longs. Il est vrai que (tableau II), le groupe DAF-h + ONX a un poids testiculaire plus faible que celui des témoins, voire celui du groupe à DAF-h seule.

Ici encore, une dénutrition initiale (la caille aveugle a besoin de quelques jours pour se réadapter et retrouver l'accès à la mangeoire) peut avoir un effet retardateur. D'autre part, l'existence d'une quelconque afférence nerveuse échappant à notre désafférentation à 60° nous semble pouvoir être écartée puisque l'injection de peroxydase (à raison de 0,1 µl, c'est-à-dire une quantité importante) à l'intérieur de l'îlot hypothalamique n'entraîne aucun marquage intracellulaire, ni dans les autres régions diencéphaliques, ni dans le télencéphale (OLIVER et al., 1977a).

L'hypothalamus peut donc bien, par lui-même, être activé par la photostimulation, sans que la participation d'une quelconque structure extra-hypothalamique ,diencéphalique, télencéphalique ou oculaire soit nécessaire, et cette activation qui lui appartient en propre est de plus convertie en "énergie gonadotrope" au niveau de l'hypothalamus lui-même.

4/ Quant à la localisation, intrahypothalamique, des neurones à capacité phototransductrice et gonadotrope, un premier indice peut être trouvé dans les résultats du tableau II. Lorsque, forme du couteau ou hauteur de la lame, la DAF conduit à un blocage du réflexe photosexuel, le contrôle histologique montre que la région circonscrite dans le sommet du cône de désafférentation est le siège d'une lésion, sans doute d'origine mécanique, considérable. Par contre, une lame plus haute et mieux écartée de l'axe n'entraîne pas un pareil broyage, cependant que son extrémité distale pénètre à l'arrière de la décussation supraoptique et à l'avant de la racine du nerf III. La région qui a subi une telle lésion mécanique recouvre une bonne partie de la région infundibulaire dorsale dont la lésion électrolytique élimine à coup sûr toute réponse gonadique à l'éclairement.

Nous ne ferons que signaler les destructions de l'éminence médiane qui inhibent la sphère génitale en interrompant la transmission neuro-hémale des messagers hypothalamiques. Ces résultats sont constants, quelle que soit l'espèce considérée canard (BENOIT et ASSENMACHER, 1952 ; BAYLÉ, 1967) ou caille (SHARP et FOLLETT, 1969).

Pour aborder le problème de la localisation des aires hypothalamiques qui interviennent dans les régulations gonadotropes chez la caille mâle, nous avons mis à profit notre mise au point d'un système de coordonnées tridimensionnelles pour réaliser, par voie stéréotaxique, des lésions électrolytiques. Cette méthode des destructions électrolytiques donne certes des résultats assez constants et reproductibles (FLEMING, 1957 ; JACOT, 1970). Elle reste cependant entachée d'un inconvénient, inhérent à sa nature même, résultant de la possibilité d'apparition de phénomènes secondaires : l'électrocoagulation peut en effet affecter non seulement des populations de péricaryons mais aussi des fibres provenant d'autres populations qui pourront être perturbées par suite de dégénérescence rétrograde ; l'interruption d'un tractus peut être difficile, en soi, à interpréter ; l'existence d'une zone de gliose intense remanie considérablement l'équilibre des régions entourant la zone nécrosée etc....

Ces réserves étant faites, l'exploration systématique que nous avons conduite par lésions électrolytiques bilatérales indique que l'exclusion de deux parties du complexe infundibulaire perturbe considérablement le réflexe photosexuel.

a/ Dans la région ventrale, une zone qui recouvre la partie postérieure du noyau infundibulaire basal (OLIVER, 1972 ; OLIVER et BAYLÉ, 1973 ; BAYLÉ et al., 1978). Elle correspond aux lésions dont SHARP et FOLLETT (1969) avaient montré l'efficacité,

localisées dans la partie postérieure du *nucleus tuberis*, alors que des lésions de la partie antérieure de ce noyau n'avaient pas d'effet. Dans notre tableau III, deux animaux ont été maintenus à l'écart (1ere ligne), du fait de la localisation vraiment très postérieure des lésions (A+3,1) et surtout du fait d'une chute très importante (55 %) du poids corporel au cours des deux semaines suivant l'opération. Or l'influence inhibitrice d'une sous-alimentation sur le conditionnement sexuel des Oiseaux est connue depuis longtemps (GRANDIS, 1889). La fonction gonadotrope étant déprimée de 80 % lors d'une carence alimentaire entraînant une chute de poids corporel de 30 %, (ASSENMACHER et al., 1965) il est difficile, dans le cas de nos deux animaux, de faire la part d'une inhibition spécifique de l'activité gonadotrope et celle d'un effet secondaire d'une malnutrition. Il est d'autant plus curieux de constater que des lésions situées un peu plus en avant (A+3,5) entraînent une quiescence testiculaire qui s'accompagne d'une augmentation du tiers du poids du corps. Malheureusement, ces données sont trop fragmentaires pour qu'on puisse évoquer une quelconque obésité hyperphagique telle qu'elle est bien connue chez le poulet (SNAPIR et al., 1969).

Divers auteurs ont également décrit, dans d'autresespèces, des lésions intéressant la partie basale du complexe infundibulaire *(nucleus tuberis)* et qui bloquent le réflexe photosexuel, par exemple chez le moineau (WILSON et FARNER, 1965 ; WILSON, 1967 ; WILSON et HANDS, 1968 ; STETSON, 1969, 1971 ; KUENZEL, 1974). Elles affectent les cellules interstitielles et la croissance de la crête du poulet (GRABER et al., 1967) et du coq (RAVONA et al., 1973 ; SNAPIR et al., 1973 ; 1974).

b/ Une autre zone se trouve plus dorsalement, dans ce que nous avons appelé la région dorsale du complexe infundibulaire (OLIVER, 1972), qui recouvre et déborde le *nucleus medialis hypothalami*

posterioris, comme l'avaient montré en 1969 SHARP et FOLLETT. Chez le pigeon, ce sont des lésions plus latérales qui entraînent le repos sexuel (BOUILLÉ et BAYLÉ, 1973). Les effets de la destruction de l'hypothalamus moyen basal ("noyau ventromédian") du canard sont moins nets (GOGAN et al., 1963). Le terme "ventromédian" peut d'ailleurs prêter à confusion et nous avons nous-même adapté notre terminologie au fil des ans. Au départ, à l'époque de la détermination des repères stéréotaxiques chez la caille, nous nous fondions systématiquement sur la terminologie de van TIENHOVEN et JUHASZ (1962 : poulet) et de KARTEN et HODOS (1967 ; pigeon) et nous définissions les deux régions dont la lésion bloquait le réflexe photosexuel comme celle du *nucleus tuberis* et celle du *nucleus medialis hypothalami posterioris*. En fait, la superposition n'est pas exacte tant s'en faut et nous avons ainsi été conduit à utiliser le terme de complexe infundibulaire (OKSCHE, 1970, 1978) avec son noyau basal ("basal or infundibular tuberal nucleus") et sa région dorsale ("dorsal infundibular layers").

Pour en revenir aux lésions placées dans le complexe infundibulaire, rappelons qu'elles imposent, parallèlement à la quiescence testiculaire, des taux d'hormones androgène et gonadotrope très faibles, même si les animaux ont été photostimulés (BAYLÉ et al., 1978 ; OLIVER et al., 1979). C'est une donnée constante de la littérature que la testostéronémie augmente après photostimulation de la caille : JALLAGEAS et ATTAL, 1968 (chromatographie en phase gazeuse, éclairement permanent), FOLLETT, 1976 (radioimmunologie, jours longs). L'augmentation de la testostérone plasmatique a également été mesurée chez le canard (JALLAGEAS et ASSENMACHER, 1970) et le moineau (CHAN et LOFTS, 1974) photostimulés. De même, la testostéronémie est plus élevée lors de la période de reproduction qu'au cours du repos sexuel

saisonnier : canard (GARNIER et ATTAL, 1970 ; JALLAGEAS et al., 1974), étourneau (TEMPLE, 1974), merle (KERLAN et JAFFE, 1974), sarcelle (JALLAGEAS et al., 1976). S'il est vrai qu'il est parfois difficile de comparer ces divers résultats en valeurs absolues (en raison par exemple de variantes interspécifiques ou de techniques de dosage), nous pouvons noter que les résultats indiqués ici pour les témoins sont tout à fait comparables aux données obtenues par chromatographie en phase gazeuse (JALLAGEAS et ATTAL, 1968) ou par double dilution isotopique (RIVALORA et al., 1968).

Les taux de LH sont également très faibles après nos lésions du complexe infundibulaire. Nous retrouverons très exactement les résultats de DAVIES et FOLLETT (1975a) : chez la caille élevée en jours longs, la LH plasmatique baisse de 2,4 à 0,3 ou 0,4 ng/ml après lésion de la région du tuber, cependant que la stimulation électrique de l'hypothalamus basal fait monter le taux de LH de 2,1 à 14,9 ng/ml (DAVIES et FOLLETT, 1975c). Dans ce domaine, les données de la littérature sont très homogènes. La LH ne peut pas être décelée chez la caille hypophysectomisée (BROWN et al., 1975). Elle est présente en faibles quantités (0,3 à 0,6 ng/ml) chez la caille élevée en jours courts et augmente fortement (4 à 5 ng/ml) après photostimulation (NICHOLLS et al., 1973 ; FOLLETT, 1976). Des résultats analogues ont été publiés chez le moineau (FOLLETT et al., 1975), le canari (NICHOLLS, 1974), le canard (JALLAGEAS et al., 1974; HAASE et al. 1975). Il suffit d'ailleurs de 1 à 2 jours de photostimulation pour que le taux de LH augmente rapidement (GIBSON et al, 1975). L'accroissement de LH sanguine est également très rapide après injection de LH-RH (DAVIES et al., 1976).

On remarquera à la lecture du tableau III que les concentrations hormonales des animaux lésés, très inférieures à celles

des témoins photostimulés, sont toutefois un peu plus élevées que chez les témoins non photostimulés. Pour induire la photogonadostimulation, les cailles sont placées pendant 14 jours sous [18L(06-24) 200 lux-6DO]. Ce programme est classiquement gonadostimulant (ASSENMACHER et BOISSIN, 1971) alors qu'une photopériode de 6L-18D sous 130 lux n'entraîne pas de développement testiculaire. L'influence de la durée de la photostimulation a été décrite par ailleurs (FOLLETT et FARNER, 1966 ; FOLLETT, 1976) et nous ne possédons que des données fragmentaires dans ce domaine. Par exemple, les témoins de la double intervention, lésion puis désafférentation, qui ont été placés en jours longs pendant 5 semaines atteignent un poids testiculaire de 3 200 mg, contre 2 200 chez les témoins photostimulés pendant 2 semaines seulement. En ce qui concerne les animaux lésés et photostimulés nous remarquions à l'instant que les taux de LH et surtout de testostérone dépassent ceux des témoins non photostimulés. Il est clair que chaque type de lésion, pris individuellement, ne peut prétendre à l'élimination totale de toute influence gonadotrope. Nous ne pouvons d'ailleurs pas préciser si, dans tel ou tel cas, ce sont des populations de péricaryons qui ont été supprimées ou si ce sont des fibres qui ont été interrompues. Le marquage immunocytochimique a permis de confirmer l'existence de cellules à LH-RH dans le complexe infundibulaire du canard (BONS et al., 1978) mais les mêmes auteurs (BONS et al., 1977) avaient aussi localisé de telles cellules dans des régions beaucoup plus antérieures, ce qui nous ramène à l'examen des effets de notre deuxième série de lésions.

A différentes reprises, nous avons montré que des lésions bilatérales localisées dans la région hypothalamique antérieure et dans la région préoptique suppriment toute réponse testiculaire à l'éclairement ambiant (OLIVER, 1972 ; OLIVER et BAYLÉ, 1976 b ;

OLIVER et al., 1978 b, 1979). Des lésions analogues entraînent une involution testiculaire ou ovarienne considérable chez le pigeon (BOUILLÉ et BAYLÉ, 1973). DAVIES et FOLLETT (1974) obtiennent des résultats comparables aux nôtres chez la caille mais indiquent toutefois que dans 5 cas seulement sur 18 le repos sexuel est absolu et qu'il n'est que partiel dans les autres cas. Peut-être l'explication tient-elle au fait que ces auteurs avaient réalisé des lésions médianes (FOLLETT et DAVIES, 1975), alors que nous pratiquons toujours des destructions symétriques bilatérales.

Voici déjà vingt ans que l'école de Richard M. FRAPS (RALPH, 1959 ; RALPH et FRAPS, 1959 a, b) montrait que des lésions qui affectent les régions hypothalamique antérieure et préoptique et le tractus supraoptico-hypophysaire bloquent l'ovulation chez la poule pondeuse. Un peu plus tard, EGGE et CHIASSON (1963) signalent que la destruction de la partie ventrale du noyau paraventriculaire interromptla ponte alors que celle du noyau supraoptique n'a pas de répercussions. Chez le canard, une destruction chirurgicale très étendue de l'hypothalamus antérieur entraîne une régression très rapide, totale et définitive des testicules (ASSENMACHER, 1957, 1958). Par contre, des destructions hypothalamiques antérieures ne perturbent pas le conditionnement sexuel du poulet (GRABER et al., 1967), alors que le matériel neurosécrétoire AF positif de l'éminence médiane et de la *pars nervosa* disparaît. WILSON et HANDS (1968) et STETSON (1969) ont signalé des faits analogues chez le moineau. Les cailles ayant subi une lésion de l'aire préoptico-suprachiasmatique et photostimulées ne présentent qu'une LH-hémie (DAVIES et FOLLETT, 1975 b ; BAYLÉ et al., 1978) et une testostéronémie (OLIVER et al., 1979) très faibles. Au contraire (DAVIES et FOLLETT, 1974 b, 1975 c), la stimulation électrique de la région préoptique fait très rapidement augmenter le taux de LH plasmatique.

A titre d'information complémentaire, nous rappellerons que l'implantation de testostérone révèle aussi deux zones hormono-sensibles chez le canard (GOGAN, 1970 ; KORDON et GOGAN, 1970). Des micro-implants de testostérone placés soit, en avant, au voisinage du récessus optique du 3e ventricule, soit dans l'hypothalamus moyen basal ("noyaux dorso-médian et ventro-médian") exercent une influence inhibitrice sur le testicule.

En bref, efficacité des lésions électrolytiques, présence de cellules à LH-RH et hormono-sensibilité convergent pour assigner à deux régions, infundibulaire et préoptique, une compétence gonadotrope, chez l'Oiseau. Mais que recouvre ce terme de "compétence gonadotrope" et que signifie la dualité topographique préoptico-infundibulaire ? Nous touchons là, probablement, à l'une des difficultés majeure de notre travail. Nous aimerions ici dissiper, ou du moins nous y essayer, une ambiguïté. Lorsque, dans les lignes qui précèdent nous écrivions "préoptique", cela englobait dans notre esprit à la fois la région préoptique proprement dite et la zone qui lui est immédiatement accolée, ventro-caudalement, suprachiasmatique. Nous avons vu que le recouvrement des zones atteintes par électrocoagulation nous mettait dans l'impossibilité de les dissocier arbitrairement.

Or, nous regroupons ainsi deux structures que l'embryogénèse paraît distinguer. Si l'une, suprachiasmatique, a une origine diencéphalique indiscutable, l'autre, préoptique, est souvent rattachée au télencéphale. En effet, elle est dès les stades précoces du développement, séparée de l'hypothalamus par un sillon *(sulcus intra-encephalicus)* qui deviendra plus tard le récessus préoptique. La formation préoptique, intercalée entre le chiasma optique et la *lamina terminalis* (RUDEBECK, 1945 ; KRABBE, 1957) serait donc d'origine télencéphalique (LEGROS CLARK, 1938). Néanmoins, d'autres auteurs,

à la suite de KUHLENBECK (1937) ne dissocient pas le développement de la région préoptique de celui de l'hypothalamus. Nous verrons plus tard que certains critères, morpho-histologiques, voire fonctionnels nous permettront parfois de distinguer entre les deux formations, mais il nous sera le plus souvent difficile de les solliciter de manière vraiment sélective. C'est pourquoi nous maintiendrons le terme "préoptico-suprachiasmatique", ou "complexe hypothalamique antérieur-préoptique" (HA-PO), parfois abrégé en "préoptique".

Pour l'heure, le problème essentiel qui se présente est celui de l'incompatibilité apparente entre les effets des lésions antéro-préoptiques et ceux d'une désafférentation complète du complexe infundibulaire.

Tout se passe comme si, chez l'animal par ailleurs intact, une lésion préoptique libérait un mécanisme inhibiteur qui pourrait dès lors s'opposer au développement du réflexe photosexuel. Par ailleurs, la désafférentation haute du complexe infundibulaire, respectant certaines populations neuroniques phototransductrices et gonadotropes, laisserait subsister leur mise en jeu photique directe. C'est là du moins une interprétation que les résultats de la dernière expérience analysée permettent d'avancer. En effet, ayant vérifié qu'une lésion préoptico-suprachiasmatique empêche le développement des testicules chez des animaux placés sous photopériode 18L-6D, nous superposons à cette première intervention une désafférentation antéro-latérale du complexe infundibulaire pour voir lever partiellement l'inhibition du réflexe photosexuel. Nous reprendrons cette discussion lorsque nous disposerons d'autres arguments, lors des chapitres suivants.

II

- EXPLORATION ELECTROPHYSIOLOGIQUE DES STRUCTURES HYPOTHALAMIQUES IMPLIQUEES DANS LE REFLEXE PHOTOSEXUEL : REPONSES A LA PHOTOSTIMULATION EXTERNE

Des lésions sélectives nous ont permis de délimiter, dans les complexes infundibulaire et préoptico-suprachiasmatique, des régions qui interviennent dans le réflexe photosexuel puisque leur élimination en supprime le déroulement. Notre but était d'aller au delà de ce type d'investigation pour tenter de caractériser fonctionnellement ces structures à compétence photogonadotrope. Puisqu'elles participent au réflexe photosexuel, leur activité doit être tributaire de messages d'origine photique et doit aboutir à la livraison d'"énergie gonadotrope," au long d'une chaîne neuroendocrinienne dont les maillons restent indéfinis. L'exploration électrophysiologique pouvait nous apporter des informations sur l'influence que la photostimulation peut exercer à ce niveau.

A - ANALYSE DES POTENTIELS EVOQUES (PE) PAR FLASH DANS LE COMPLEXE INFUNDIBULAIRE.

Les cailles sont élevées en jours courts ($3L_{9-12}$-21D). Après laparotomie de contrôle (repos testiculaire), on a implanté une électrode selon les coordonnés stéréotaxiques antérieures et verticales indiquées dans le tableau IV. L'électrode est laissée à demeure à -0,3 mm de latéralité. Les animaux opérés sont replacés en photopériode 3L-21D pendant 3 jours aux cours desquels sont enregistrés les PE. Au delà de ces 3 jours initiaux, une partie des animaux est maintenue sous 3L-21D, l'autre groupe est passé en jours longs (18L-6D) pour être photostimulé. Les enregistrements de PE sont repris dans l'un et l'autre groupe aux jours 17 à 22. Un groupe reçoit un traitement particulier : au lieu d'être transféré en jours longs, il est maintenu en jours courts mais reçoit 250 µg de propionate de testostérone par jour, par voie intramusculaire. L'autopsie est pratiquée le matin du jour 23. Les séquences d'enregistrement ont toujours lieu entre 9 et 12 h.

Nous avons systématiquement enregistré les réponses des deux zones, basale et dorsale, du complexe infundibulaire, définies précédemment. Les réponses évoquées dans le chiasma optique nous fournissent les références. Nous avons enfin cherché à obtenir des PE dans un certain nombre de sites hypothalamiques dits "extra-gonadotropes" parce que leur destruction n'affectait pas le réflexe photosexuel.

La localisation des électrodes a toujours été contrôlée histologiquement. Quelques exemples en sont donnés dans la figure 16 bis (B,D). La figure 16 schématise l'ensemble des sites d'implantation.

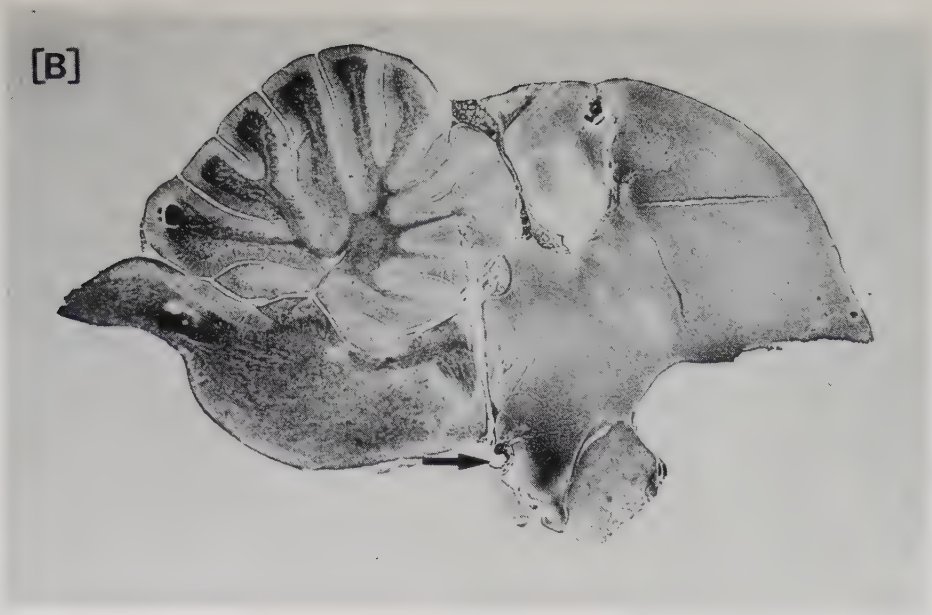
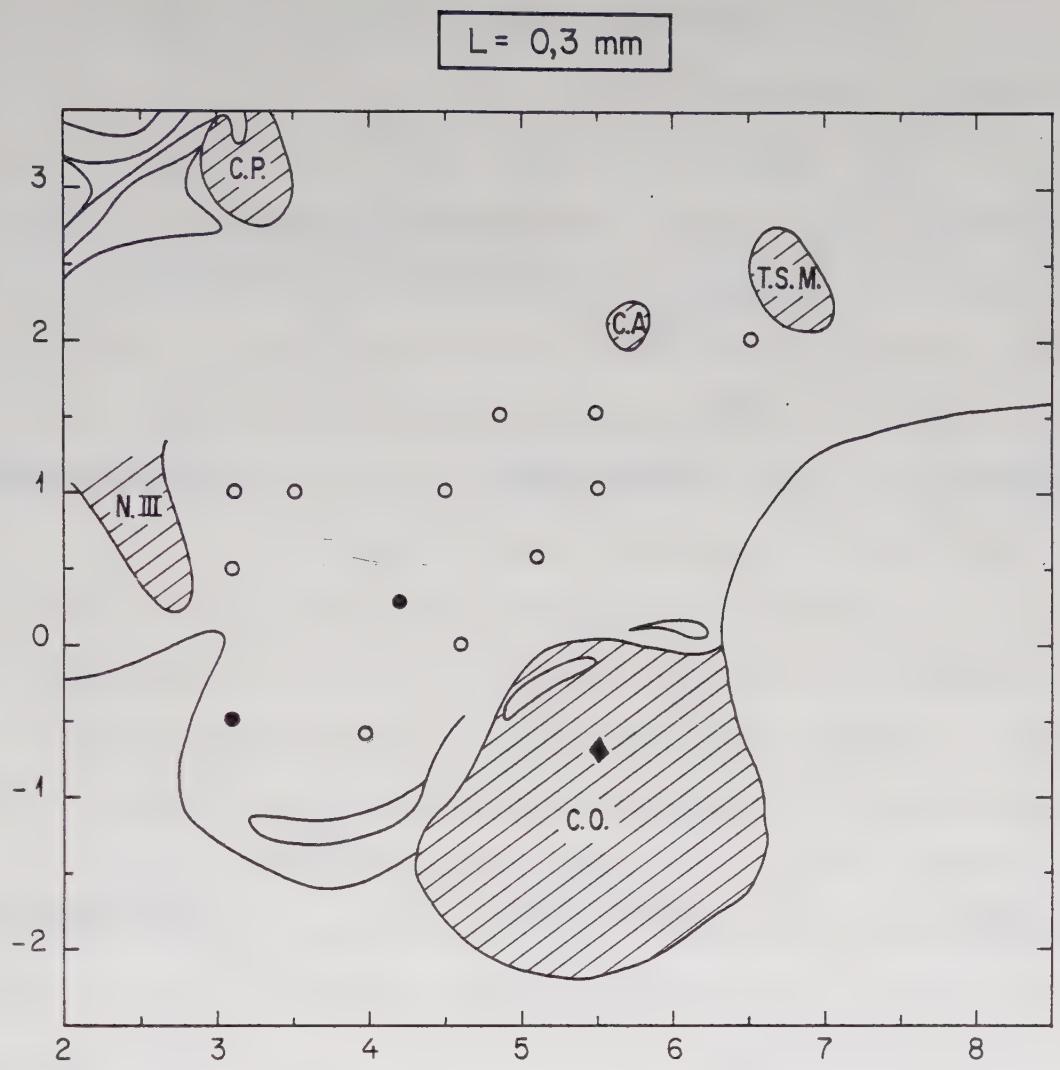


Fig. 16 bis - Localisation des structures hypothalamiques explorées = contrôle histologique (➡) des régions basale (B) et dorsale (D) du complexe infundibulaire.



C.O. : Chiasma opticum

C.A. : Commissura anterior

T.S.M. : Tractus septo-mesencephalicus

C.P. : Commissura posterior

N. III : Nervus oculomotorius

Fig. 16 - Localisation des structures hypothalamiques explorées : schéma parasagittal du complexe infundibulaire.

● = exploration des zones gonadotropes.

○ = exploration des zones extra-gonadotropes.

◆ = référence (chiasma optique).

1/ PE recueillis dans les régions basale et dorsale du complexe infundibulaire.

Les réponses au flash (fig. 17) ont l'allure générale classique, biphasique, avec déflexion négative secondaire de longue durée. La latence est le paramètre le plus utilisé pour caractériser ce genre de réponse et nous avons mesuré, en ms, le délai écoulé entre l'artéfact de stimulation qui correspond au départ de chaque enregistrement et le début de la phase descendante (composante positive, primaire du tracé).

La comparaison (tableau IV) entre les latences des PE recueillis dans les zones basale et dorsale du complexe infundibulaire et des réponses enregistrées dans le chiasma optique montre que les réponses des régions infundibulaires surviennent toujours beaucoup plus tard (latence de l'ordre de 14 ms) que celles du chiasma optique (de l'ordre de 7 ms, soit environ la moitié : fig. 18). Cet écart significatif apparaît d'emblée, lors des séquences initiales d'enregistrement, chez des cailles non photostimulées.

La présence de l'électrode dans la structure explorée ne paraît pas avoir, en soi, d'incidence sur les réponses puisque ni la forme, ni la durée, ni la latence de ces dernières ne sont modifiées au bout de 17 à 22 jours, lorsque l'environnement des animaux ne l'est pas lui-même, c'est-à-dire quand les animaux sont laissés sous 3L-21D du début à la fin de l'expérience. Cette stabilité des réponses s'observe aussi bien dans le chiasma optique que dans les régions infundibulaires. A l'issue du séjour en photopériodes courtes, la quiescence testiculaire est de règle (tableau IV) et le poids corporel a peu évolué.

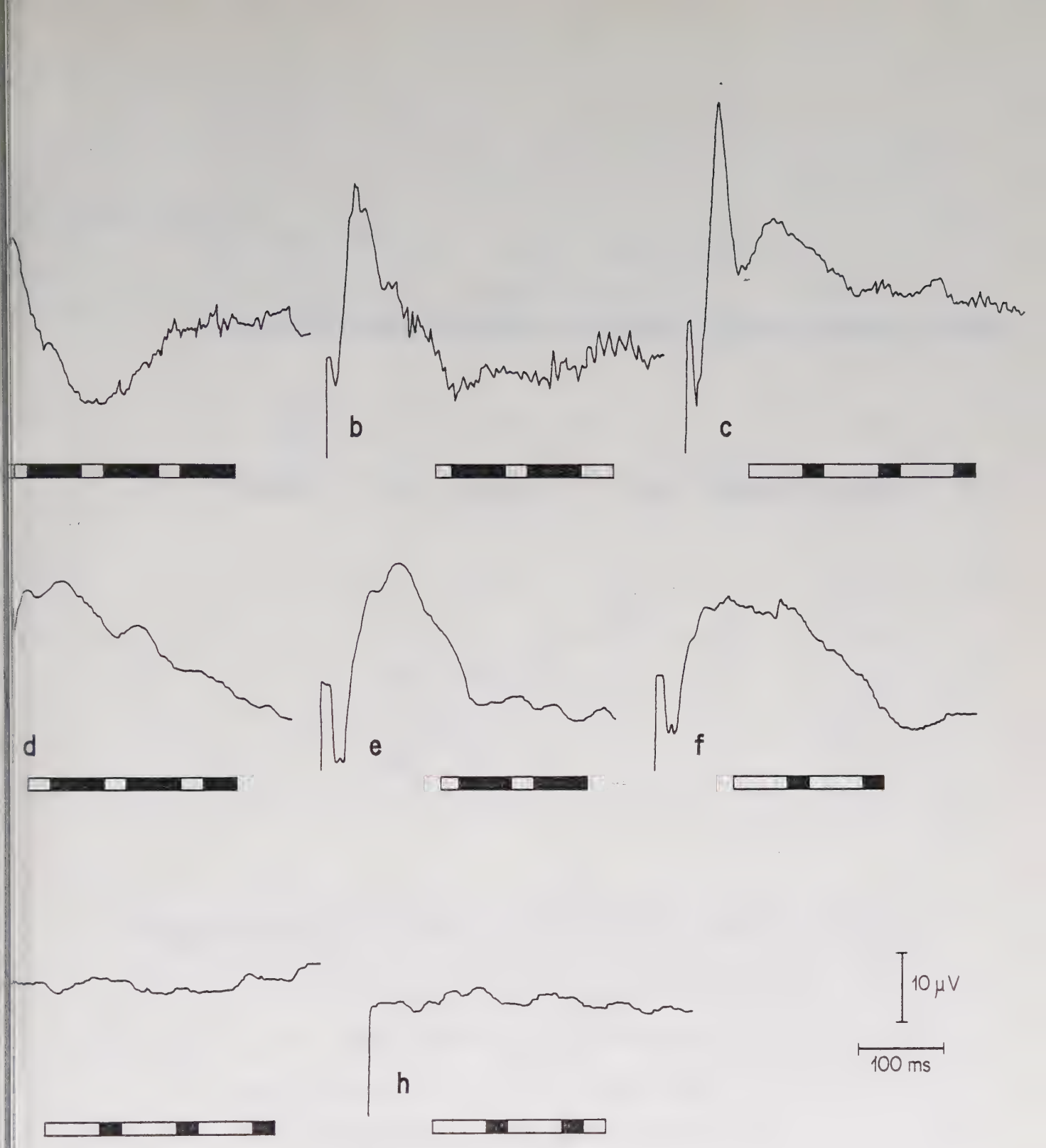


Fig. 17 - Réponses au flash (PE) dans le chiasma optique (ligne supérieure a, b, c) et dans le complexe infundibulaire (ligne intermédiaire, d, e, f). La ligne inférieure montre l'absence de réponse (chiasma g, infundibulum, h) après section des nerfs optiques.

Délai post-opératoire= 1-3 jours (a,d) 17-22 jours (b,e,c,f,g,h).

coordonnées stéréotaxiques : a,b,c,g, ; A + 5,5, H - 0,7, L - 0,3.

d,e,f,h, ; A + 3,1, H - 0,5, L - 0,3.

Photopériode : ▭▨▭▨ 3L-21D (a,b,d,e). ▭▨▭ 18L-6D (c,f,g,h).

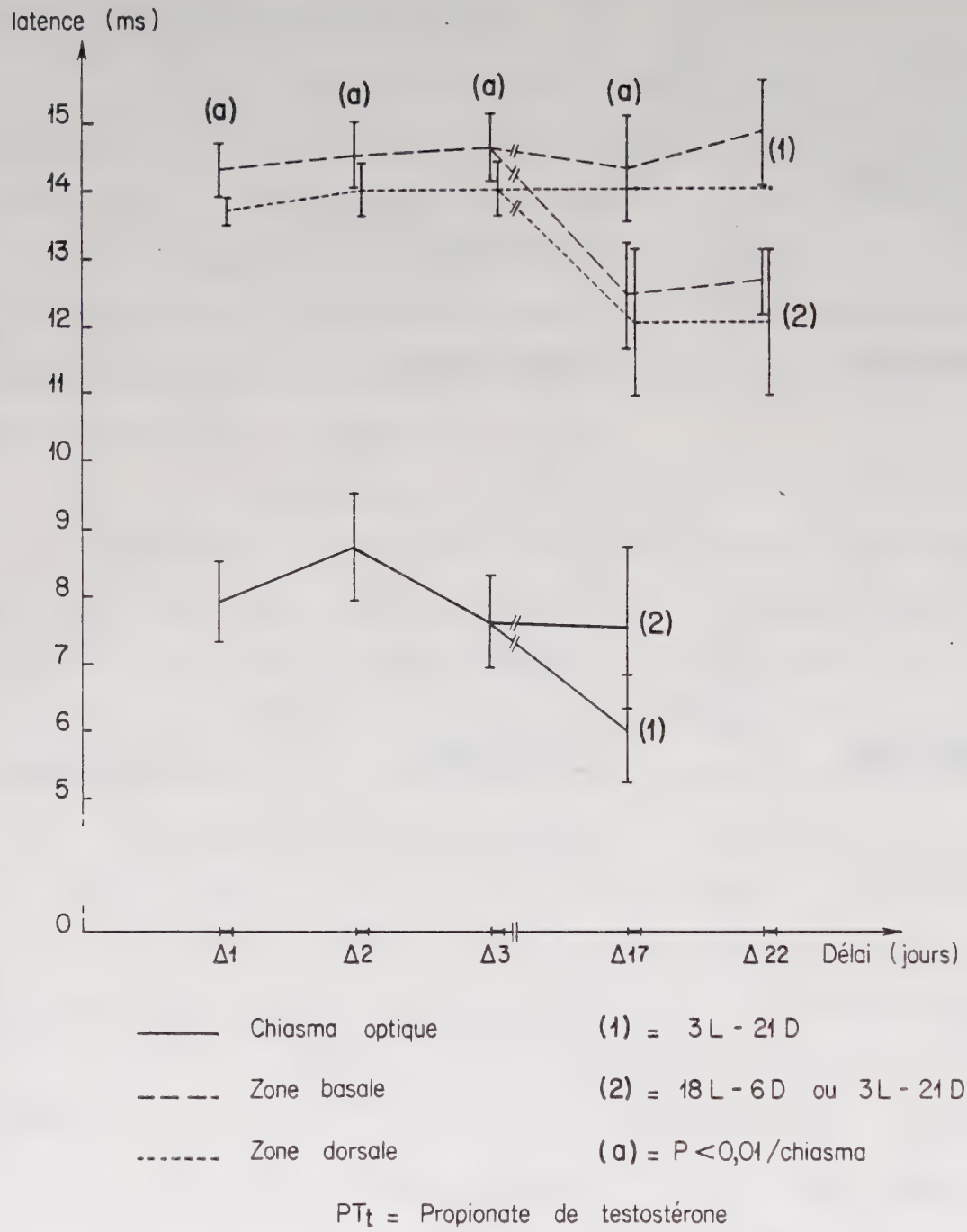


Fig. 18 - Latence des potentiels évoqués en fonction de la photopériode et du délai d'enregistrement.

Localisation / Délai (jours)	Chiasma optique		Complexe infundibulaire				
	A+5,5;L-0,3;H-0,7		A+3,2;L-0,3;H-0,5			A+4,2;L-0,3;H+0,3	
1 à 3	7,6 ± 0,7 (14)		14,6 ± 0,5 (16)		14,0 ± 0,1 (6)	14,0 ± 0,3 (7)	
					PT_t		
17 à 22	6,8±0,6 (6)	7,5±0,2 (8)	14,5±0,6 (7)	12,5±0,5[a] (9)	12,2±0,3[a] (6)	14,0±0,1 (4)	12,0±0,6[a] (3)
ΔP %	+ 2,1	+ 11,3	+ 3,5	+ 14,4	- 1	+ 10,8	+ 20,8
23	51,3	2868	47,8	2987[b]	64,1	69,0	2835[b]
2 Tmg	± 7,2	± 211	± 11,3 (7)	± 313 (9)	± 9,2	±26,6 (4)	± 161 (3)

Tableau IV : Latence (ms) des PE au flash enregistrés dans le chiasma optique et le complexe infundibulaire, et conditionnement testiculaire (2 Tmg) des animaux implantés.

(n) = nombre d'animaux. ΔP % = variation du poids corporel entre les jours 0 (implantation) et 23 (autopsie).

PT_t = propionate de testostérone 250 µg/jour IM.

a = $p < 0,05$/3L-21D. b = $p < 0,01$/3L-21D.

photopériode : 3L-21D . 18L-6D.

Au contraire, un séjour de deux semaines en photopériode gonadostimulante a des conséquences très perceptibles. Le poids des testicules, évidemment, est considérablement accru. Le poids corporel peut progresser de 14 à 20 %. Par ailleurs, si l'allure générale et la durée des potentiels évoqués ne paraissent pas différentes de celles des enregistrements initiaux, et si la latence des réponses du chiasma optique n'est pas modifiée significativement (6,8 contre 7,5 ms), la latence des réponses du complexe infundibulaire diminue de 2 ms , différence qui est significative à 5 % (fig. 18).

Dans ce contexte, nous avons étudié les répercussions d'injections quotidiennes de propionate de testostérone (250 µg) en solution huileuse (0,5 ml) dans le muscle du bréchet de cailles maintenues sous 3L-21D. Le conditionnement testiculaire reste celui d'animaux non photostimulés mais la surcharge en hormone exogène réduit, elle aussi, la latence des potentiels évoqués infundibulaires (tableau IV).

On notera que les réponses évoquées dans le complexe infundibulaire sont très homogènes et que, compte tenu des critères disponibles, il est impossible de différencier celles qui sont enregistrées dans la partie postérieure du noyau infundibulaire basal de celles qui proviennent de la région dorsale.

Enfin, contrôlée *a posteriori*, la section bilatérale des nerfs optiques supprime tout potentiel évoqué en réponse au flash, dans le chiasma optique comme dans le complexe infundibulaire (fig. 17).

2/ Exploration de diverses régions "extra-gonadotropes"

Ces régions sont représentées (O) dans le schéma de la fig. 16. Nous n'avons pas cherché à rééditer le protocole

consacré aux régions gonadotropes. Nous voulions uniquement tester le comportement de structures qui ne semblent pas participer au réflexe photosexuel (puisque leur destruction ne le supprime pas). Aussi bien cette expérimentation a-t'elle été limitée à une population d'animaux élevés en jours courts (3L-21D), les enregistrements étant réalisés entre 9 h et 12 h, du 1er au 17e jour après l'implantation.

Les tracés obtenus présentent pour la plupart une forme complexe (fig. 19). Aucune réponse n'apparaît dans certaines zones, elles sont extrêmement discrètes dans d'autres. Dans tous les cas ou elle a pu être mesurée, leur latence est très longue (18 à 22 ms : tableau V).

COORDONNEES STEREOTAXIQUES			n	Photo-période	Délai enregistrement (jours)	Latence (ms)
A	L	H				
(a) 3,1	- 0,3	0,5	1	3L-21D	3	22
(b) 3,1	- 0,3	1,0	1		3	20
(c) 3,5	- 0,3	1,0	3		3-17	20
(d) 4,5	- 0,3	1,0	1		3	20
(e) 4,8	- 0,3	1,5	1		17	20
(f) 5,5	- 0,3	1,0	1		3	18
(g) 5,5	- 0,3	1,5	1		3	?
(h) 6,5	- 0,3	2,0	1		3	?

Tableau V : Latence des potentiels évoqués recueillis dans les zones "extra-gonadotropes".
n = nombre d'animaux .

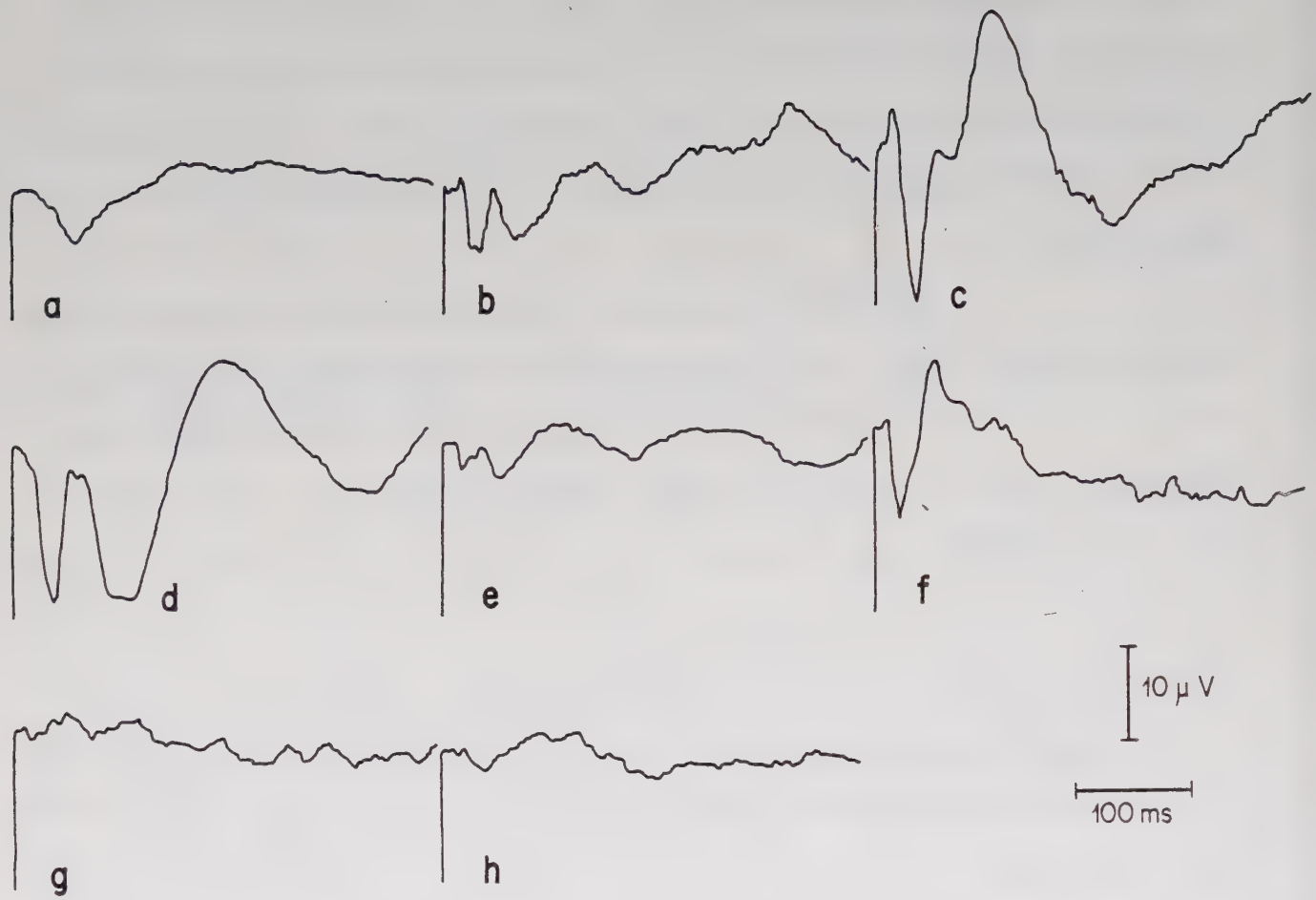


Fig. 19 - Potentiels évoqués (réponses au flash) enregistrés dans certaines zones "extra-gonadotropes".
Les coordonnées stéréotaxiques sont indiquées dans le tableau V pour chaque tracé.

En résumé, nous retiendrons que :

- les réponses à des stimulations photiques aiguës (flash de 50 µs, I = 400 lux) recueillies dans le complexe infundibulaire présentent une homogénéité remarquable. Les latences de ces P E sont plus courtes que celles des réponses fournies par les régions voisines de l'hypothalamus et plus longues que celles des activités spécifiques obtenues dans le chiasma optique.

- les réponses infundibulaires au flash varient avec l'environnement. Le passage d'une photopériode 3L-21D à une photopériode 18L-6D facilite l'apparition des PE qui deviennent plus précoces (latence diminuée de 2ms). Un traitement androgène réduit également la latence des PE infundibulaires.

- les réponses disparaissent après section bilatérale des nerfs optiques.

B - ANALYSE DE L'ACTIVITE MULTIUNITAIRE (MUA)

La mise en place de semi-microélectrodes -au lieu de macroélectrodes - devait nous permettre un autre type d'analyse des mécanismes nerveux qui sous-tendent la mise en jeu du réflexe photosexuel. Nous nous adresserons donc aux populations neuroniques qui ont déjà été explorées (paragraphe A), auxquelles nous adjoindrons celles qui plus rostralement appartiennent aux formations suprachiasmatique et préoptique.

Nous rechercherons, ici encore les répercussions des stimulations lumineuses aiguës ou chroniques sur le fonctionnement ou plutôt sur certains aspects du fonctionnement des groupes de neurones susceptibles d'être impliqués dans les régulations gonadotropes.

1/ MUA infundibulaire

Les cailles mâles provenant du box 6L-18D et dont la quiescence testiculaire a été contrôlée sont opérées. Le puits destiné à supporter le système de descente de l'électrode est implanté aux coordonnées stéréotaxiques prédéterminées. Après récupération (une semaine au moins) la MUA peut-être enregistrée, en dehors de toute anesthésie. Les enregistrements sont toujours réalisés entre 9 et 15 h, dans une pièce obscure (mis à part les témoins lumineux de l'appareillage).

Par activité "spontanée" ou "basale", nous entendons la MUA qui est recueillie lorsque notre intervention se borne à placer l'animal dans son nid capitonné, à introduire le système de propulsion de l'électrode dans son puits et à insérer l'électrode dans la région choisie. Les enregistrements sont alors réalisés dans la pièce obscurcie. Nous appellerons "activité flash" la MUA que l'on obtient lorsque des stimulations photiques intermittentes sont délivrées à la fréquence régulière d'un éclair par seconde (durée = 50 microsecondes, intensité = 400 lux).

Le fichier standard F58B Intertechnique nous permet d'effectuer une analyse séquentielle du taux de comptage des spikes qui dépassent le seuil de discrimination. Le fichier PSTH (post-stimulus-time-histogram) permet une analyse itérative à partir du temps zéro du comptage.

a/ MUA basale et MUA flash chez les cailles non photostimulées (6L-18D).

L'activité basale dans le complexe infundibulaire suit une fréquence assez faible (3/s = tableau VI). Celle-ci est significativement augmentée par la stimulation photique aiguë (5,2/s).

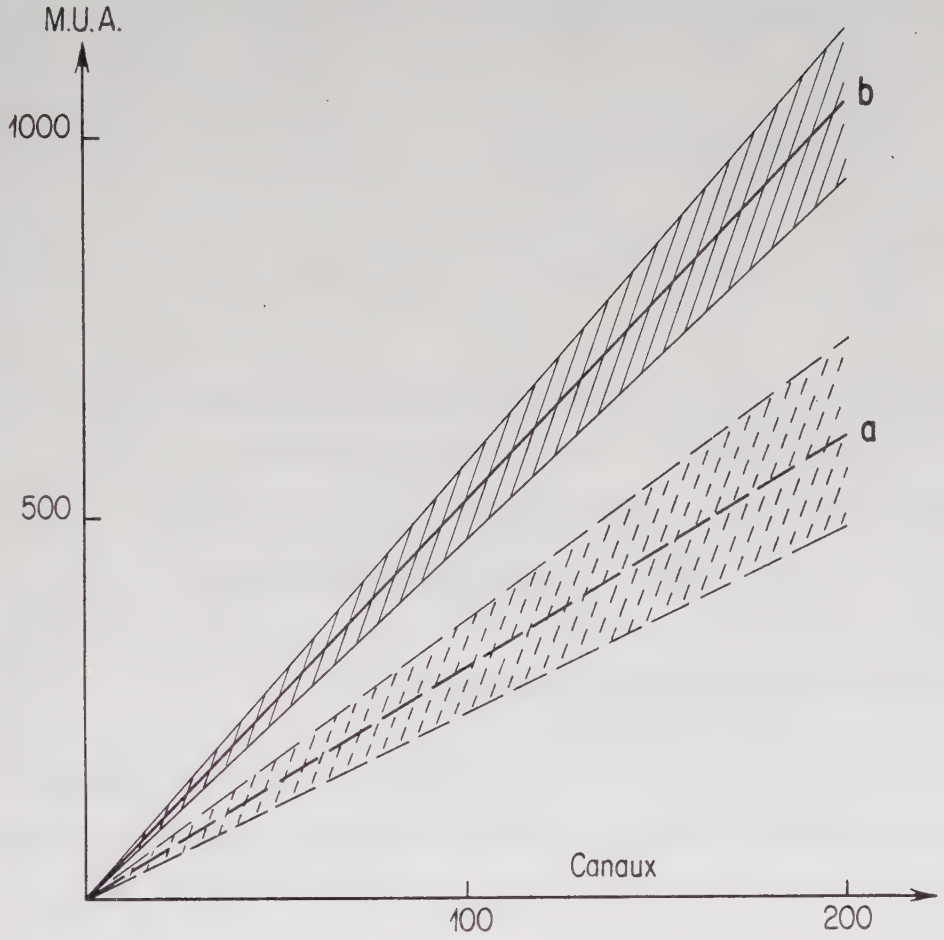


Fig. 20 - Activité multiunitaire intégrée spontanée (a) ou flash-dépendante (b) enregistrée dans le complexe infundibulaire de cailles non photostimulées.

La comparaison des courbes de l'intégrale des spectres (fig. 20) montre également la nette différence entre les deux activités.

Poids du corps (g)	2 T mg	MUA SPONTANEE		MUA FLASH	
		INTEGREE	SPIKES/10s	INTEGREE	SPIKES/10s
156,1 (21)[1]	27,7	611 ± 108 (57)[2]	30 ± 5	1050[a] ± 126 (57)[2]	52[a] ± 7

Tableau VI : MUA enregistrée dans le complexe infundibulaire chez des cailles au repos sexuel (6L-18D). a = $p < 0,05$/MUA spontanée.

Coordonnées stéréotaxiques : A : 3,7 à 4,7 ; L ± 0,2 à ± 0,8 ; H 0,0 à ± 0,7.
(n)[1] = nombre d'animaux. *(n)[2] = nombre de spectres enregistrés.*

b/ MUA basale et photopériode

Deux lots de 20 cailles ont été utilisés (tableau VII). Le premier est maintenu en jours courts (6L-18D) après laparotomie de contrôle (testicule < 2mm) et implantation du puits à électrodes. Le second subit les mêmes préparatifs et est ensuite placé en jours longs (18L-6D) pour provoquer la croissance testiculaire. Les animaux sont exploités 2 à 4 semaines plus tard (Fichier F 58B).

La MUA est comparée entre les deux lots, photostimulés et non photostimulés, en différents points du complexe infundibulaire qui correspondent à des lésions inhibitrices. Elle est exprimée en spikes par 200 secondes dans le tableau VII et un exemple d'enregistrement de l'activité intégrée est donné dans la figure 21 (transcription directe de la table X-Y, dans un cas précis, et non moyenne reconstituée).

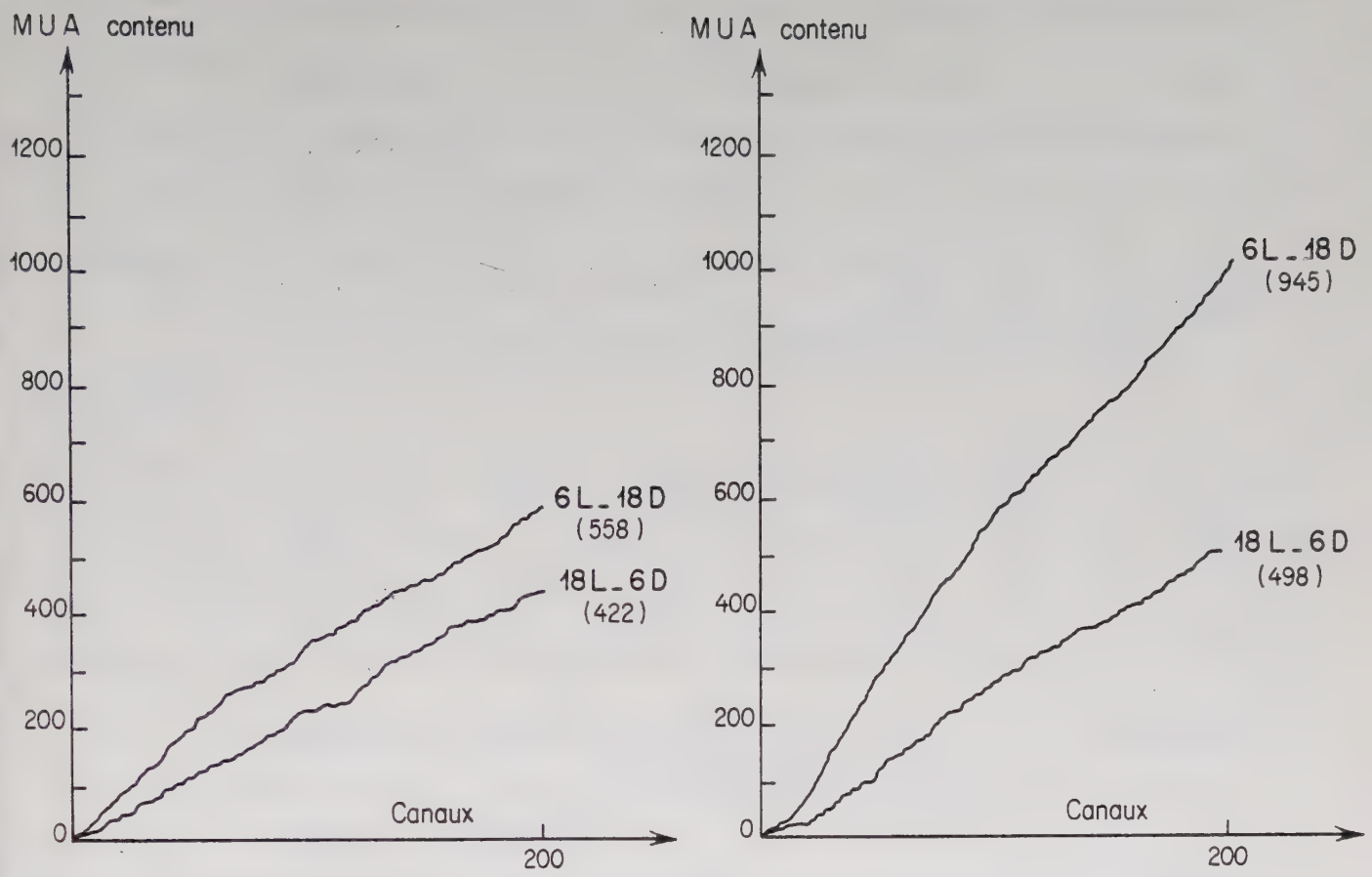


Fig. 21 - Courbes intégrales (fichier F58B, sensibilité 2K) des spectres de MUA enregistrés dans la partie postérieure de la zone infundibulaire dorsale (A+3,7 ; L-0,3 ; H+0,3) chez deux animaux élevés sous 6L-18D ou 18L-6D. A gauche, activité spontanée : les valeurs cumulées en 6L sont toujours supérieures à celles qui le sont en 18L. A droite, influence de la stimulation photique intermittente. La réponse positive est caractéristique en 6L, elle est inexistante en 18L.

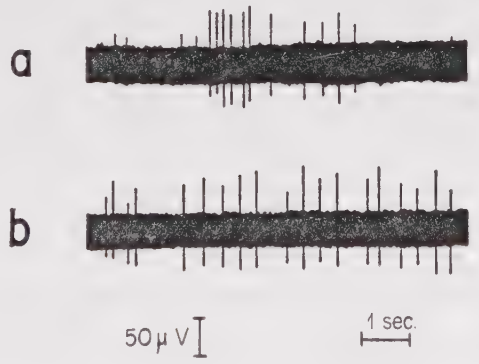


Fig. 22 - Exemples de MUA spontanée
- région basale = a.
- région dorsale = b.

LOT	MUA SPONTANEE			MUA FLASH		
	I	II	III	I	II	III
6L-18D (20)[1]	336 ± 99 (32)[2]	332 ± 56 (26)[2]	655 ± 136 (54)[2]	682[b] ± 224 (32)[2]	940[b] ± 217 (26)[2]	1090[b] ± 165 (54)[2]
18L-6D (20)[1]	197 ± 34 (84)[2]	151[a] ± 38 (78)[2]	396[a] ± 29 (105)[2]	132[a] ± 23 (84)[2]	129[a] ± 32 (78)[2]	382[a] ± 30 (105)[2]

Tableau VII : MUA (spikes/ 200 s) dans le complexe infundibulaire en fonction de la photopériode.
a : $p < 0,05$/6L-18D . b : $p < 0,05$/MUA spontanée .

Coordonnées stéréotaxiques : I : A + 3,2 ; L - 0,3 ; H - 0,5.

II : A + 3,7 ; L - 0,3 ; H + 0,3 - III : A + 4,2 ; L - 0,3 ; H + 0,5.

(n)[1] : nombre d'animaux . *(n)[2] : nombre de spectres enregistrés.*

Qu'il s'agisse de la partie postérieure du noyau infundibulaire basal (groupe I), de la partie postérieure (groupe II) ou antérieure (groupe III) de la zone infundibulaire dorsale, l'activité est nettement plus faible (de 40 à 50 %) chez les cailles soumises à la photogonadostimulation que chez celles qui ne le sont pas.

Dans cette expérience la MUA paraît plus élevée dans la région antéro-dorsale que dans les autres, mais nous ne retrouverons pas ce fait dans d'autres explorations.

c/ MUA basale et MUA flash chez les cailles photostimulées

Si nous retrouvons une augmentation significative de la MUA, dans les trois groupes I, II et III (tableau VII), en

réponse à la stimulation photique aiguë des animaux élevés en jours courts (comme dans le paragraphe a) il n'en est plus de même dans le groupe transféré en jours longs. La MUA semblerait même avoir tendance à diminuer légèrement - mais rien n'est significatif ici - sous l'effet des éclairs de lumière blanche.

d/ MUA après section bilatérale des nerfs optiques.

Deux lots de 20 animaux, élevés sous 6L-18D, sont contrôlés (laparotomie). Toutes les cailles sont replacées en photopériode 6L-18D après mise en place du puits. Les unes (1er lot) ne subissent pas d'autre intervention et seront les témoins. Les autres (2ème lot) subissent une section bilatérale des nerfs optiques. Les enregistrements sont effectués 2 à 4 semaines après l'opération.

LOTS	MUA (spikes /200 s)	COORDONNEES STEREOTAXIQUES		
		I A + 3,2 ; H-0,5	II A + 3,7 ; H + 0,3	III A + 4,2 ; H + 0,5
TEMOINS	SPONTANEE	306 ± 89	366 ± 72	368 ± 66
6L-18D	FLASH	735 ± 105[b]	806 ± 121[b]	777 ± 137[a]
(20)[1]	% VARIATION	+ 101 *(35)*[2]	+ 120 *(48)*[2]	+ 111 *(56)*[2]
ONX	SPONTANEE	215 ± 42[c]	391 ± 33	304 ± 53
6L-18D	FLASH	212 ± 42	405 ± 43	351 ± 63
(20)[1]	% VARIATION	- 1 *(27)*[2]	+ 4 *(32)*[2]	+ 16 *(41)*[2]

Tableau VIII : MUA recueillie dans le complexe infundibulaire après section des nerfs optiques et chez les animaux entiers (L-0,3)
a = $p < 0,01$/MUA spontanée. b = $p < 0,05$/MUA spontanée.
c = $p < 0,05$/Témoin.
(n)[1] = nombre d'animaux. *(n)*[2] = *nombre de spectres enregistrés*.

Comme dans l'expérience précédente, trois régions (fig. 23) ont été explorées : I, basale postérieure ; II, dorsale postérieure; III, dorsale antérieure. Les niveaux de MUA spontanée (spikes/200s) semblent homogènes dans les trois groupes témoins (de 306 à 368) et l'on y retrouve la forte activation induite par la stimulation photique aiguë (de 100 à 120 %).

La section bilatérale des nerfs optiques ne modifie que très partiellement la MUA infundibulaire. Seule la région basale voit son activité spontanée diminuée de manière appréciable (tableau VIII). Cependant, aucune réponse n'apparaît plus lors de la stimulation par flash, quelle que soit la localisation exacte de l'enregistrement.

Quelques exemples d'activités multiunitaires, telles qu'elles apparaissent sur l'écran de l'oscilloscope, sont donnés dans la figure 22. Elles ont été enregistrées chez des animaux entiers. Il est fréquent d'observer que les spikes se distribuent en bouffées irrégulières lorsque l'électrode se trouve dans la zone du noyau infundibulaire basal (fig. 22 a) alors qu'elles se répartissent de façon plus continue dans la région infundibulaire dorsale (fig. 22 b). Cette différence apparaît aussi bien chez les animaux aveugles (section des nerfs optiques) qu'entiers. Elle n'est cependant pas absolument constante et il nous est arrivé, à quelques reprises, d'observer une distribution continue au niveau du noyau infundibulaire basal.

2/ MUA préoptique

Le complexe infundibulaire étant intact, des lésions plus antérieures peuvent, nous l'avons vu, empêcher le réflexe photosexuel de se manifester. Il était donc important de s'attacher à obtenir des indications sur le mode d'activité de ces populations neuroniques. Le protocole expérimental suivi recouvre pratiquement

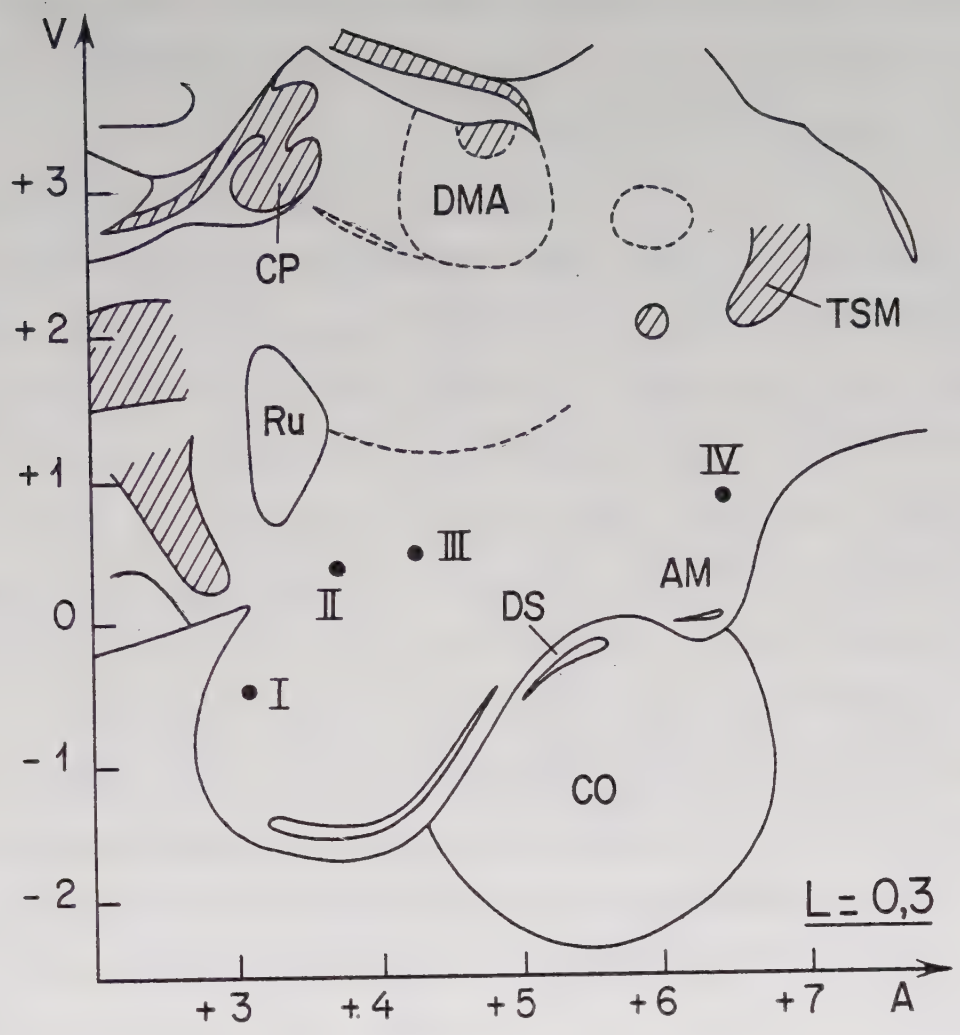


Fig. 23 - Localisation des enregistrements de la MUA.

I : noyau infundibulaire basal partie postérieure.

II : région infundibulaire dorsale, partie postérieure.

III : région infundibulaire dorsale, région antérieure.

IV : région antéro-préoptique.

AM = *nucleus anterior medialis hypothalami* ; CO = *chiasma opticum* ; CP = *Commissura posterior* ; DMA= *nucleus dorso-medialis thalami* ; DS = *decussatio supraoptica* ; RU = *nucleus ruber* ; TSM = *tractus septo-mesencephalicus*.

celui décrit à propos du complexe infundibulaire : influence de la photopériode, influence de la stimulation photique aiguë, influence de la section des nerfs optiques.

Les animaux jeunes subissent le traitement photopériodique habituel (6L-18D), sont contrôlés par laparotomie exploratrice et reçoivent leur puits à électrode. Les uns sont replacés sous 6L-18D, les autres sont transférés sous 18L-6D pour être photostimulés. Certains enfin subissent une section des nerfs optiques. La région explorée (région IV de la figure 23) est d'accès délicat, à cause de la proximité des tissus méningés qui tapissent la *lamina terminalis* (nous travaillons dans un périmètre de 0,4 mm de l'axe de descente), ce qui explique un déchet important et le nombre plus faible des échantillons (tableau IX). Les délais respectés après chaque intervention (laparotomie, section des nerfs optiques) sont les mêmes que ceux indiqués plus haut (paragraphe 1).

Chez les témoins, la MUA spontanée est très nettement plus basse (215 *vs* 532, soit 59 %) chez les animaux photostimulés que chez ceux qui ont été maintenus en jours courts. Par contre, chez les animaux aveuglés, la région préoptique possède une activité multiunitaire stable, quelle que soit la photopériode, et qui se rapproche de celle relevée chez les témoins photostimulés (inférieure à 300 spikes/200 s). Elle est par le fait même très inférieure à celle des témoins au repos sexuel. Autrement dit, la section bilatérale des nerfs optiques s'accompagne d'une réduction considérable (39 %) de la MUA préoptique lorsque les animaux sont maintenus en jours courts mais elle n'affecte pas le niveau d'activité, déjà faible chez les animaux entiers, lorsque les cailles ont été transférées en jours longs (tableau IX).

LOTS	nA	Poids du corps (g)	2 T (mg)	nE	MUA SPONTANEE	MUA FLASH
6L-18D						
TEMOIN	4	120 ± 7	25 ± 4	17	532 ± 24	425 ± 22[a]
ONX	4	115 ± 8	26 ± 6	27	278 ± 35[b]	265 ± 31
18L-6D						
TEMOIN	4	145 ± 9	2949 ± 30	31	215 ± 16[b]	140 ± 10[a]
ONX	4	128 ± 11	2051 ± 23	28	221 ± 15[b]	209 ± 14

Tableau IX : MUA enregistrée dans la région préoptique en fonction de la photopériode et de stimulations photiques aiguës chez les animaux entiers et à nerfs optiques sectionnés (spikes/200 s)

a : $p < 0,01$/MUA spontanée ; b : $p < 0,01$/témoins 6L-18D.
nA : nombre d'animaux ; nE : nombre d'enregistrements.

Quant aux stimulations photiques aiguës, elles abaissent le niveau de la MUA chez tous les animaux entiers, que ceux-ci soient photostimulés (-35%) ou non (-20%). Cependant, le fait le plus important réside probablement dans l'émergence d'un pic précoce (au cours des premiers canaux), traduisant une forte bouffée d'activité répondant à très court terme à la stimulation lumineuse. Cette décharge précoce est suivie d'une période silencieuse durant environ 250 ms , puis d'une récupération progressive du niveau initial d'activité. Ce phénomène est beaucoup mieux perçu lorsque l'analyse est faite au moyen du fichier PSTH (fig. 24) car il permet d'extraire cette réponse au flash d'un niveau d'activité intégrée abaissé. La traduction graphique de la bouffée

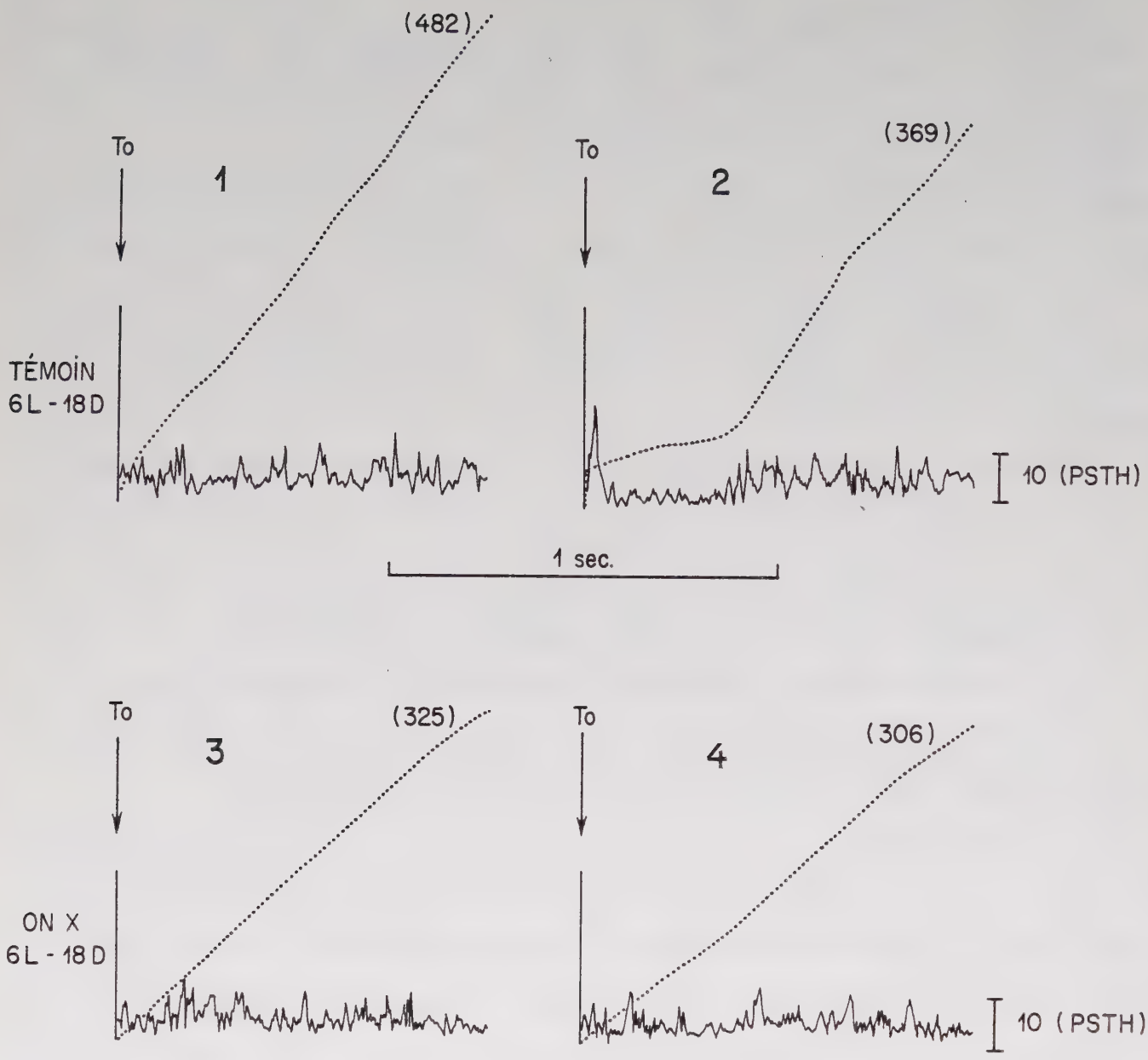


Fig. 24 - Spectres d'activité (PSTH) et courbes intégrales de la MUA recueillie dans la région préoptique.

1-2 : animaux entiers 6L-18D. 1-3 : MUA spontanée.

3-4 : animaux ONX 6L-18D. 2-4 : MUA flash.

(n) MUA enregistrée/200 cycles de 1 s.

de MUA précoce se retrouve aussi bien dans les premiers canaux du spectre PSTH que dans la rupture de pente initiale de la courbe de l'activité intégrée.

Cette réponse rapide au flash dans l'aire préoptique n'est pas sans rappeler celle des structures visuelles spécifiques comme le tectum optique, encore que les différences d'amplitude et de durée soient considérables (fig. 25).

Enfin, la section bilatérale des nerfs optiques supprime la réponse au flash, dans tous les cas : ni surcharge précoce, ni rupture de pente initiale, ni modification du contenu de l'activité intégrée n'apparaissent.

3/ Manipulations de contrôle de la MUA enregistrée

Le fichier PSTH permet une meilleure analyse, on vient de la voir, de la MUA en fonction des conditions d'enregistrement et en particulier des stimulations photiques intermittentes. C'est pourquoi nous présentons ici (fig. 25) des exemples qui nous permettront de relever quelques particularités intéressantes. En effet, les altérations de la MUA recueillie dans le complexe infundibulaire lors de stimulations répétitives par flash sont tout à fait différentes de celles que l'on observe dans des structures optiques spécifiques.

Nous avons choisi comme structure optique de référence, dans le *tectum opticum* , la *stratum griseum et fibrosum superficiale* (A + 3,0 ; L - 5,5 ; H + 2,5) qui reçoit les projections du tractus optique. Le niveau de MUA spontanée y est nettement plus important (10.000 à 12.000 spikes/ 200 s) que dans l'hypothalamus infundibulaire ou dans la région préoptique. Des éclairs de lumière blanche évoquent dans la *stratum griseum et fibrosum superficiale* une surcharge énorme d'activité, caractéristique, très précoce et très ample, suivie d'une période de sous-activité de longue durée.

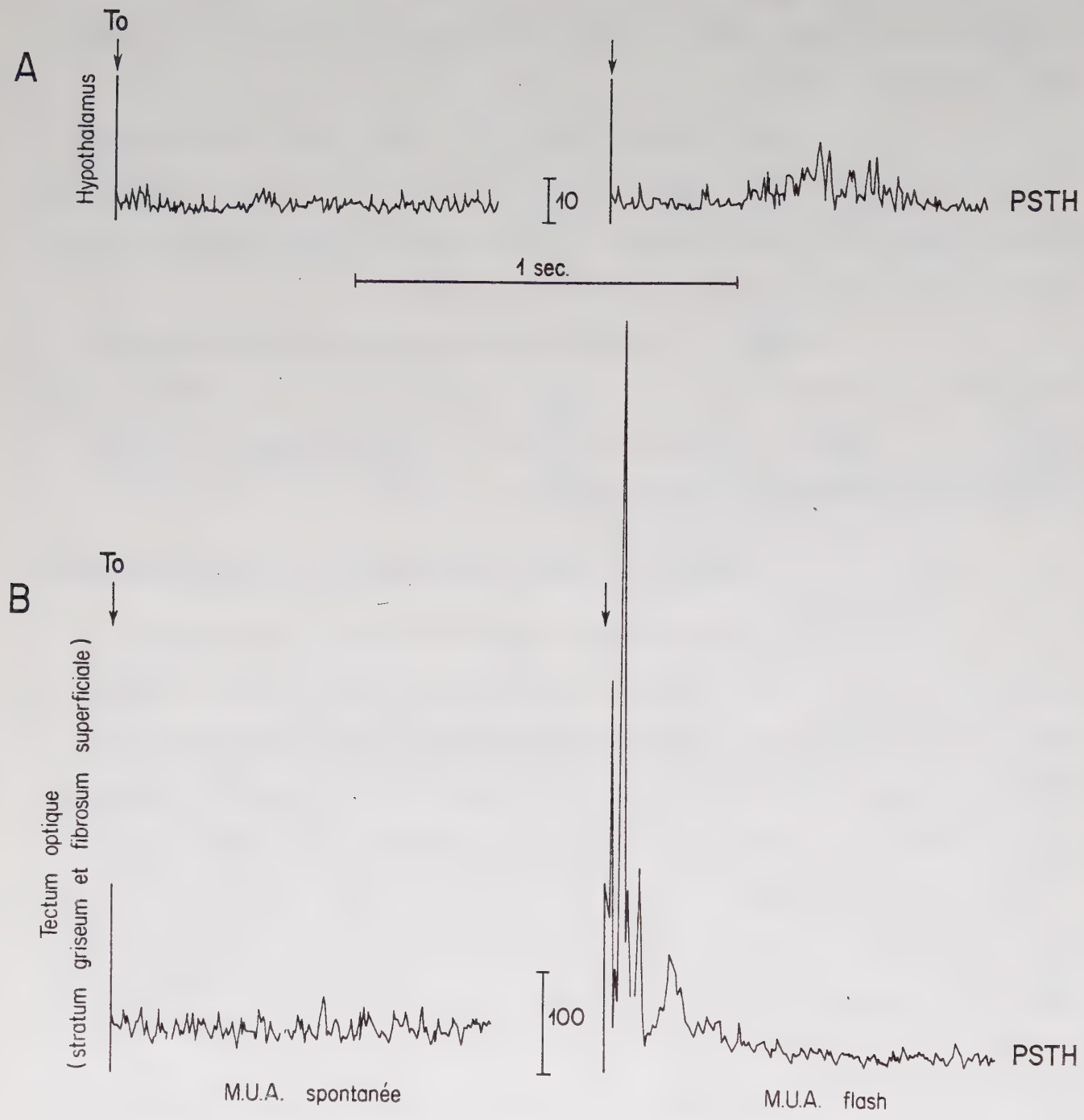


Fig. 25 - Post-stimulus-time histogram. L'activité multiunitaire est enregistrée séquentiellement après stimulation photique (↓) ou après le signal To délivré sans flash.

Les animaux sont élevés en jours courts.

A = noyau infundibulaire basal. B = Tectum optique.

Nous avons déjà signalé que le décours de la réponse MUA au flash dans l'aire préoptique présentait quelques similitudes avec ce que nous venons de décrire. A l'opposé, la situation est très différente au niveau du complexe infundibulaire (fig. 25). En particulier, les bouffées d'activité apparaissent tardivement et le contenu des canaux est beaucoup plus faible.

Par ailleurs, nous avons enregistré, en même temps que les activités infundibulaires ou préoptiques, les EEG recueillis dans deux régions du télencéphale, hippocampe et néostriatum, pour contrôler que la MUA n'est pas contaminée par le niveau de vigilance (fig. 26).

Nous avons enfin contrôlé l'extinction de la MUA après injection létale de Nembutal (15 mg/100 g, I.P.).

Chaque série d'enregistrements a fait l'objet d'une vérification au microscope. L'emplacement de l'extrémité de la semi-microélectrode est repéré après lésion électrolytique et traitement histologique. Nous n'avons pas reproduit de microphotographie mais nous avons indiqué dans la fig. 23 les différentes régions infundibulaire et préoptique atteintes. Rappelons simplement que chaque point ne représente que le foyer de la région effectivement étudiée grâce à la position excentrée de l'électrode.

C - DISCUSSION

Nous avons voulu mettre à profit les techniques d'exploration électrophysiologique par macro- puis semi-microélectrodes dans le but d'obtenir des critères fonctionnels susceptibles de caractériser les structures nerveuses dont l'intervention dans le domaine photosexuel nous paraissait indiscutable. Ces méthodes électrophysiologiques ont fourni, chez les Mammifères, nombre d'informations sur les aires hypothalamiques, voire extra-hypothalamiques, impliquées dans le contrôle de la fonction gonadotrope

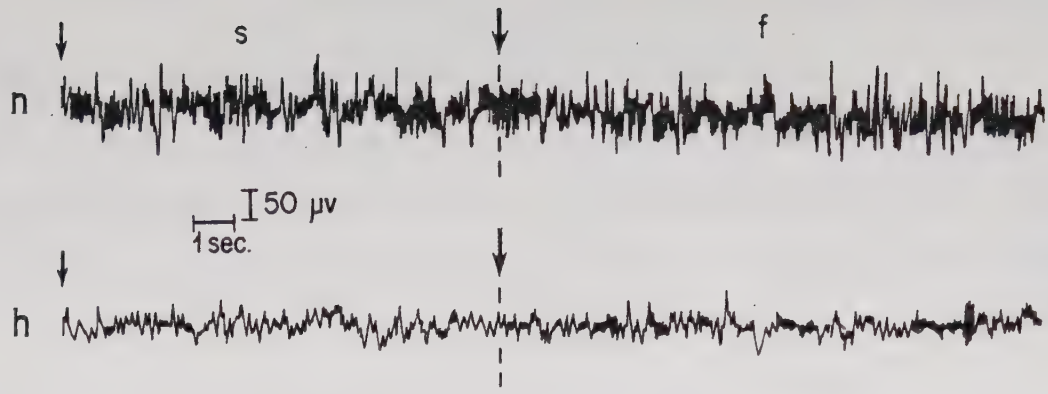


Fig. 26 - Enregistrements EEG dans les conditions basales (s,à gauche) et lors de stimulations photiques intermittentes(f, à droite).
n = néostriatum (A +6,0 ;L +4,0 ;H +5,0).
h = hippocampe (A +3,6 ;L +0,3 ;H +6,2).
Ces enregistrements ont été obtenus sur électroencéphalographe REEGA MINIHUIT TR - ALVAR.(gain = 4; vitesse = 5mm/s).

hypophysaire (cf. revue in : CROSS et SILVER, 1966 ; FAURE et al., 1969 ; GANONG, 1969, SAWYER, 1969 ; CROSS et DYER, 1970 ; FAURE et VINCENT, 1973 ; GALLO, 1973 ; DYER et coll., 1975-1976 ; FREUND-MERCIER et RICHARD, 1977 ; BOER et NOLTON, 1977 ; RICHARD et coll., 1978).

De telles études sont par contre très rares chez les Oiseaux alors que,s'il est un "modèle" qui se prête à l'étude des mécanismes mis en jeu dans le système nerveux central par la photostimulation, c'est bien dans cette Classe que l'on peut espérer le trouver. Il faut cependant reconnaître que, mis à part le phénomène ponctuel de l'ovulation étudié par FRAPS et ses collaborateurs (FRAPS, 1955, 1961 ; OPEL, 1963 ; OPEL et FRAPS, 1961 ; RALPH et FRAPS, 1959 a,b) puis par van TIENHOVEN (1970), les approches stéréotaxiques et électrophysiologiques se heurtent à de grosses difficultés liées entre autres à leur mise en jeu au cours de processus se développant sur de longs intervalles de temps.

Il convient de remarquer que, lors de l'interprétation et de la discussion de nos résultats, une réserve doit rester présente à notre esprit. En effet, s'agissant du réflexe photosexuel, nous avons voulu associer par notre protocole expérimental les trois composantes : lumière, développement testiculaire et activité électrique provoquée des structures nerveuses concernées. Or, si une photostimulation ambiante de longue durée, entraînant une croissance testiculaire, répond bien à la reproduction expérimentale d'un fait physiologique, l'évocation d'activités bioélectriques de populations neuroniques par des stimulus photiques aigus ne représente pas la mise en jeu fonctionnelle normale de l'axe hypothalamo-hypophyso-gonadique.

La méthode de stimulation lumineuse mérite également quelques commentaires. Dans le souci d'éviter que ne jouent des

phénomènes d'habituation ou que d'éventuels post-potentiels apparaissent (HERNANDEZ-PEON et coll., 1956), nous avons d'une part limité l'analyse itérative des potentiels évoqués à la sommation de 50 réponses.

D'autre part, nous nous en sommes tenu à la stimulation lumineuse régulière d'un éclair par seconde puisque, lors d'essais préliminaires, nous avons pu constater que les potentiels évoqués enregistrés n'étaient pas modifiés lorsque l'on utilisait une répartition aléatoire des stimulus lumineux.

Nous avons également contrôlé, chez quelques cailles après 2 mois d'implantation l'absence d'un éventuel dépôt irritatif au niveau des électrodes exploratrices par l'examen de coupes histologiques de cerveaux perfusés au ferrocyanure de potassium (technique de HESS, 1932). Il ne semble donc pas qu'un phénomène analogue à celui rapporté par EVERETT et RADFORD (1961) chez la ratte soit intervenu chez nos cailles implantées.

On sait que, chez la poule pondeuse, on peut dériver une réponse au flash par des électrodes implantées chroniquement dans l'hypothalamus, en particulier le *nucleus praeopticus paraventricularis magnocellularis* (van TIENHOVEN, 1970). Il était intéressant de confronter ce résultat avec ce que l'on peut obtenir chez la caille dans des conditions analogues et d'étendre l'expérimentation aux différentes structures hypothalamiques dont la destruction entraîne une atrophie génitale et l'absence de réflexe photosexuel.

Chez la caille, le fait saillant est la très grande homogénéité des réponses évoquées obtenues dans le complexe infundibulaire. L'analyse de la latence et l'allure des potentiels indique que les parties basale et dorsale du complexe infundibulaire sont remarquablement homogènes dans ce domaine. Cette homogénéité est

d'autant plus frappante que les réponses obtenues, dans des conditions rigoureusement identiques, dans les zones "non gonadotropes" de l'hypothalamus sont, elles, extrêmement hétérogènes, pouvant aussi bien être absentes, leurs latences étant toujours nettement plus importantes que dans la zone du complexe infundibulaire (OLIVER, 1972 ; OLIVER et BAYLÉ, 1972,1973; BAYLÉ et al., 1978).

Chez la poule pondeuse soumise à des jours longs (14 à 18 heures de lumière par 24 heures), la stimulation photique provoque des réponses dans l'hypothalamus (van TIENHOVEN, 1970). Les latences des potentiels évoqués dans l'hypothalamus postérieur - *nucleus hypothalamicus lateralis* et *nucleus hypothalamicus inferior* (terminologie : van TIENHOVEN et JUHASZ, 1962) - sont légèrement plus courtes que celles des réponses que nous avons recueillies dans le complexe infundibulaire de la caille. Par contre, les réponses enregistrées dans l'hypothalamus antérieur de la poule *(nucleus praeopticus paraventricularis magnocellularis)* ont des latences un peu plus longues qui se rapprochent de celles de nos propres enregistrements.

Plusieurs auteurs ont enregistré des potentiels évoqués par stimulation lumineuse de la rétine dans l'hypothalamus des Mammifères. En général, le contexte expérimental ne se préoccupait d'ailleurs pas de régulations gonadotropes. Chez le chat, de telles réponses ont une latence de 10 ms dans les zones parasagittales de l'hypothalamus (MASSOPUST et DAIGLE, 1961). Dans l'hypothalamus latéral et antéro-latéral du rat, BOGACZ et WILSON (1969) indiquent des latences de 27 à 32 ms mais il s'agit ici du délai d'apparition du maximum de l'onde positive.

L'activité que nous avons recueillie dans le chiasma optique de la caille montre que les potentiels évoqués en

réponse à la stimulation lumineuse ont une forme biphasique et que leur latence est relativement plus courte (7 à 8 ms). Chez le pigeon, PARKER et DELIUS (1971) recueillent des activités dont la latence est du même ordre mais l'allure générale des réponses est complexe. Par contre, dans le chiasma optique de la poule, les latences sont plus longues (12-13 ms) mais leur amplitude est plus grande (van TIENHOVEN, 1970). Chez les Mammifères, ces latences sont nettement plus courtes que chez les Oiseaux. Ainsi, à titre d'exemple, elles ne sont que de 2 à 3 ms dans le chiasma optique du chat (MASSOPUST et DAIGLE, 1961).

L'apparition et l'homogénéité des phénomènes recueillis dans le complexe infundibulaire mais surtout la disparition des activités provoquées après section bilatérale des nerfs optiques plaident fortement en faveur d'une liaison physiologique particulière qui permet la transmission du message lumineux depuis la rétine jusqu'au niveau des régions à compétence gonadotrope du complexe infundibulaire (OLIVER, 1972 ; OLIVER et BAYLÉ, 1972, 1973).

Si l'on peut retenir que, d'après notre exploration macro-électrophysiologique, les structures infundibulaires dont l'exclusion supprime le réflexe photosexuel répondent à la photostimulation externe de façon homogène, il est certain que, dans sa nature même et sa méthodologie, cette approche comporte des limites. C'est pour cette raison que nous avons envisagé une exploration au niveau multiunitaire de façon à pousser plus avant notre investigation sur le fonctionnement des groupes de neurones intervenant dans le réflexe photosexuel.

La MUA se révèle parfois d'une interprétation délicate et les difficultés rencontrées sont liées *pro-parte* à la méthodologie même. Lorsque nous utilisons une macroélectrode (de lésion ou d'enregistrement), nous avons la preuve que nous pouvons

atteindre une précision de 0,2 à 0,3 mm au cours de nos localisations stéréotaxiques. En ce qui concerne la mise en place de semi-microélectrodes (qui est elle même tributaire de celle du puits de descente et de sa fixation), la précision atteinte est probablement moins bonne. A ceci s'ajoute que l'axe de l'électrode est excentré de 0,4 mm par rapport à l'axe du cylindre vecteur. Au cours des descentes successives d'électrode, nous atteignons donc un volume de structure nerveuse considérable par rapport à la surface active de l'électrode (10-20 µm de diamètre).

Les populations neuroniques dont nous enregistrons l'activité sont donc très certainement hétérogènes sur le plan fonctionnel. Ceci pourrait expliquer la forte dispersion des valeurs autour des moyennes indiquées, dispersion particulièrement nette au niveau des régions infundibulaires où l'erreur type est en général forte. On ne saurait par ailleurs sous-estimer le fait que, au sein même des populations neuroniques explorées lors de chaque descente, l'hétérogénéité fonctionnelle est fort possible. Toutes les cellules qui pulsent au voisinage de la semi-microélectrode avec une amplitude suffisante pour dépasser le seuil de discrimination de l'étage préamplificateur ne sont sans doute pas des cellules à compétence gonadotrope.

Quant aux artéfacts de mouvement, nous ne les avons pas éliminés mais leurs interférences avec l'activité spécifique sont facilement évitées au cours des séquences d'enregistrement, en observant le décours des tracés.

D'une façon générale, la littérature indique des fréquences de décharge assez basses dans l'hypothalamus des Mammifères. Des valeurs inférieures à 5 spikes par seconde sont le plus souvent notées dans l'hypothalamus et la région préoptique du rat. Le niveau d'activité des neurones hypothalamiques varie avec le sexe (DYER et

al., 1976) et avec la situation endocrinienne, ce qui a donné lieu à un certain nombre de revues au cours des dernières années (LINCOLN 1967, CROSS et DYER, 1970 ; MOSS et LAW, 1971 ; KUBO et al., 1975 ; FREUND-MERCIER et RICHARD, 1977 ; RICHARD et al., 1978).

Chez la caille mâle et non anesthésiée, les populations de neurones hypothalamiques que nous avons interrogées (et donc, en fait, infundibulaires), et préoptiques, sont aussi silencieuses que celles des Mammifères. La fréquence moyenne de la MUA spontanée ne dépasse en effet jamais 4 spikes/seconde.

La réponse aux stimulations photiques aiguës qui paraît la plus facile à interpréter est celle que l'on observe dans la région préoptique. Elle s'apparente en effet à la réponse au flash enregistrée dans le *tectum opticum* avec une forte activation initiale, précoce, suivie d'une longue période d'activité réduite, cette dernière expliquant la diminution du niveau d'activité intégrée sur 200 s.

En ce qui concerne l'activité spontanée du tectum *(stratum griseum et fibrosum superficiale)* et ses réponses au flash, elles sont tout à fait semblables à celles décrites chez le pigeon par REVZIN (1967), dans des conditions expérimentales analogues aux nôtres, vision scotopique en particulier.

Compte tenu de ce que l'on sait des projections rétiniennes sur la région hypothalamique antérieure-préoptique et que nous discuterons en détail plus loin, les modifications d'activité multiunitaire qui surviennent dans la région antéro-préoptique lors des stimulations par flash sont bien des réponses de type optique spécifique. D'ailleurs, elles disparaissent complètement lorsque les nerfs optiques ont été sectionnés ce qui montre bien leur dépendance vis à vis des photorécepteurs rétiniens. Cette région apparaît alors comme un relais des voies optiques.

La situation est bien différente au niveau du complexe infundibulaire. Chez les cailles non photostimulées (élevées et maintenues sous 6L-18D), l'activité multiunitaire intégrée est fortement accrue de 60 à 180 % lors des stimulations photiques aiguës. Cette hyperactivité ne se manifeste que tardivement, se développe lentement et se maintient longtemps, quelle que soit la région précise explorée dans le complexe infundibulaire, basale, dorsale antérieure ou dorsale postérieure. Or, ces perturbations d'activité enregistrées lors des stimulations par flash disparaissent, là encore, après section bilatérale des nerfs optiques (OLIVER et BAYLÉ, 1975b). Les récepteurs rétiniens seraient donc aussi indispensables à la réponse infundibulaire au flash qu'à la réponse préoptique. Dans ce cas, les informations rétiniennes doivent, pour arriver au complexe infundibulaire, emprunter des voies polysynaptiques puisque l'on ne connaît pas de projections rétino-infundibulaires directes. On peut rappeler ici que la latence des potentiels évoqués (qui disparaissent aussi après section des nerfs optiques) recueillis dans le complexe infundibulaire est deux fois plus longue que celle des PE du chiasma optique. Le même argument vaut pour les modifications tardives de la MUA infundibulaire, beaucoup plus tardives que celles qui surviennent dans le tectum pourtant plus éloigné. A côté d'un trajet empruntant plusieurs synapses, on peut, pour expliquer la latence de ces PE infundibulaires et la lenteur des perturbations multiunitaires, invoquer l'hypothèse avancée par GOGAN (discussion du rapport de van TIENHOVEN, 1970), faisant état de fibres à vitesse de conduction lente. D'ailleurs, les connexions rétino-hypothalamiques ont toujours été décrites comme tributaires de fibres de petit diamètre (cf. revue in BAYLÉ, 1968b).

Les analyses bibliographiques indiquent souvent que la stimulation photique par flash entraîne des modifications de la fréquence de décharge unitaire ou multiunitaire, au niveau de l'hypothalamus. Ainsi, chez le chat, une stimulation lumineuse de la rétine provoque une augmentation de la fréquence des spikes dans la région située dorsalement par rapport au chiasma optique (WENDT et ADEY, 1960). Chez le rat, rares sont les cellules à répondre à la stimulation photique (CROSS et GREEN, 1959 ; BARRACLOUGH et CROSS, 1963), et ces cellules sont disséminées dans l'hypothalamus antérieur (LINCOLN et CROSS, 1967). Cependant, des travaux plus récents (chat : DAFNY et FELDMAN, 1970 ; rat : MANDELBROD et FELDMAN, 1972 ; NAGLER et al., 1973) ont montré que, après stimulation photique, plus de 50 % des cellules de l'hypothalamus voient leur fréquence de décharge activée ou inhibée. La stimulation lumineuse de l'oeil du rat (LINCOLN et CROSS, 1967) entraîne des réponses positives ou négatives (augmentation ou diminution de fréquence) dans l'hypothalamus antérieur. L'enregistrement de la MUA dans le noyau ventro-médian de la chatte montre que 50 % des neurones hypothalamiques sont activés par la stimulation photique (ALCARAZ et al., 1969).

Pour notre part, ayant constaté que l'activation multiunitaire infundibulaire qu'entraînent les stimulations photiques ne s'accompagne d'aucune altération de l'EEG hippocampique et néostrié, nous pensons qu'il ne peut s'agir d'artéfacts liés à une éventuelle réaction d'éveil.

Il nous faut à présent revenir sur une autre constatation. La réponse globale positive (augmentation de l'activité multiunitaire intégrée) au flash n'apparaît que dans le complexe infundibulaire de cailles non photostimulées, et donc au repos sexuel. Un séjour en jours longs, deux semaines sous 18L-6D, c'est à dire un traitement gonadostimulant très efficace, la fait disparaître. C'est là une nouvelle différence dans le comportement des

populations neuroniques infundibulaires et préoptiques puisque ces dernières répondent au flash quelle que soit la photopériode. Il est vrai que, nous l'avons vu, les deux types de réponses sont fondamentalement différents.

Toujours est-il que la MUA recueillie dans le complexe infundibulaire n'est plus augmentée par les éclairs de lumière blanche lorsque les animaux ont été photostimulés. Le transfert en jours longs a d'autres conséquences en ce domaine. La latence des potentiels évoqués est systématiquement plus courte lorsque la photopériode est allongée (de 6L à 18L) alors que nulle évolution de ce genre ne s'observe au niveau du chiasma. De plus, l'allongement de la photopériode s'accompagne d'une diminution importante de la MUA spontanée, de l'ordre de 50 %. La photostimulation chronique pourrait entraîner une accoutumance à la lumière, d'où une facilitation, au sein des voies polysynaptiques de la transmission des messages d'origine rétinienne. On pourrait tenter d'expliquer ainsi la réduction de la latence des potentiels évoqués. Un mécanisme du même ordre pourrait être invoqué au niveau de la MUA infundibulaire, encore que l'analyse en soit moins aisée, qu'il s'agisse de la diminution du niveau d'activité spontanée ou de la disparition de la réponse au flash. Cependant, un autre facteur peut intervenir : la photostimulation induit une forte et rapide activation gonadotrope d'où résulte un développement testiculaire intense conduisant à une très nette augmentation du taux de testostérone dans le sang. Nous avions montré (OLIVER et BAYLÉ, 1973) que l'administration de propionate de testostérone par voie intramusculaire à des cailles au repos sexuel sous photopériode courte conduit à une diminution de la latence des potentiels évoqués au bout de 2 à 3 semaines de traitement. Cette réduction (2 ms) est tout à fait semblable à celle observée chez

l'animal photostimulé. Comme le traitement administré (250 µg IM/jour) reconstitue sensiblement la testostéronémie d'une caille photostimulée (JALLAGEAS, 1975), il nous semble justifié d'associer les deux faits, forte testostéronémie et latence courte, par une relation de cause à effet. Une éventuelle influence du taux d'hormone gonadotrope n'a pas été recherchée. Dans un contexte différent, van TIENHOVEN (1970) a obtenu une diminution de la latence des potentiels évoqués par flash dans l'hypothalamus antérieur après injection de doses de progestérone suffisantes pour provoquer l'ovulation chez la poule. Les stéroïdes circulants exerceraient leur action directement au niveau de l'hypothalamus, par un mécanisme de feed-back (DAVIDSON, 1969 ; GOGAN, 1968, 1970), et sur les structures responsables du comportement sexuel mâle (BARFIELD, 1965 ; DAVIDSON, 1966).

Le dernier point que nous aimerions discuter ici, porte sur une éventuelle spécialisation fonctionnelle intra-infundibulaire entre les régions basale et dorsale. L'hypothèse d'une séparation des rôles ou d'une hiérarchisation nous paraissait séduisante. Alors que les potentiels évoqués présentent des caractéristiques (latence, forme, durée) d'une grande homogénéité, l'exploration micro-électrophysiologique apporte quelques nuances. C'est ainsi que, dans la région du noyau infundibulaire basal, le niveau d'activité multiunitaire spontanée est souvent plus faible que dans la partie dorsale du complexe infundibulaire. Sa distribution temporelle la fait apparaître en bouffées dans le premier cas, alors qu'elle est régulièrement espacée dans le second. Ces deux différences (MUA basale inférieure à MUA dorsale, bouffées basales contre régularité dorsale) subsistent lorsque la durée de l'éclairement journalier passe de 6 à 18 heures. Elles ne sont donc probablement pas liées à la photopériode. Elles persistent également après section des nerfs optiques et ne dépendent donc pas des informations rétiniennes.

Par contre, la même intervention - section bilatérale des nerfs optiques - se traduit par une diminution significative de la MUA intégrée dans la région infundibulaire basale alors que celle de la zone dorsale n'est pas modifiée (OLIVER et BAYLÉ, 1975 a,b). En résumé, nous n'avons pas pu réunir une argumentation homogène en faveur d'une dualité fonctionnelle des deux régions à compétence gonadotrope du complexe infundibulaire. D'autres auteurs, ainsi SHARP et FOLLETT (1968), l'avaient eux aussi envisagée mais n'ont pu d'avantage conclure (FOLLETT et DAVIES, 1975). Par contre, la distinction entre les structures infundibulaires et antéro-préoptiques est beaucoup mieux assurée mais nous y reviendrons de manière plus approfondie dans le chapitre III.

III

REPONSES DU SYSTEME HYPOTHALAMO-GONADOTROPE A LA PHOTOSTIMULATION PROFONDE LOCALISEE

Il s'avère que certaines structures nerveuses centrales - infundibulaire, préoptique - sont intégrées au système qui est à même de promouvoir une activation gonadotrope en réponse à une photostimulation externe chronique. Ces formations répondent également à la lumière en modifiant spécifiquement leur activité bioélectrique. Or, l'élimination des photorécepteurs rétiniens laisse subsister la réponse photosexuelle tout en altérant les paramètres de l'activité bioélectrique des groupes de neurones situés dans les régions à compétence gonadotrope. Par ailleurs, la réactivité à la lumière de ces populations neuroniques varie selon leur appartenance au complexe infundibulaire ou au complexe antéro-préoptique. Il était donc souhaitable de tester la photoréactivité directe de ces formations sur les deux plans, gonadotrope et bioélectrique.

Deux approches techniques pouvaient être envisagées. L'acheminement d'un faisceau de lumière par fibre optique n'a pas été retenu pour des raisons qui seront discutées plus loin et nous avons préféré introduire une source lumineuse ponctuelle sous forme d'un implant de matériau radioluminescent (RLM). Le luminophore peut être remplacé par du matériau inerte (poudre de corindon) dont l'association avec le tritium ne peut engendrer aucune phosphorescence.

A - IMPLANTATION DE RLM ET GONADOSTIMULATION

1/ Photostimulation (RLM) du complexe infundibulaire et de la région préoptique.

Le RLM utilisé dans cette étude a un spectre d'émission dont le maximum se situe à 530 nm (vert-jaune). Sa luminance est de 0,029 cd/m2.

Dans une première série d'expériences (tableau X), les animaux non photostimulés et au repos sexuel (contrôle par laparotomie) sont répartis en 6 groupes. Un lot témoin (animaux intacts) est maintenu en jours courts (II), un autre lot témoin (animaux intacts) passe en jours longs (I). Tous les autres animaux restent en jours courts. Les cailles du lot III reçoivent une pastille RM (implant non radioluminescent) dans la région dorsale du complexe infundibulaire. Celles des lots IV, V et VI reçoivent une pastille RLM (implant radioluminescent) dans les régions infundibulaire basale, infundibulaire dorsale et préoptique, respectivement. La localisation de ces implants est schématisée dans la figure 27.

Deux semaines après l'implantation (donc après 2 semaines de photostimulation localisée unilatérale), les animaux sont sacrifiés, en même temps que leurs témoins. Le poids du corps est noté. Les testicules sont prélevés et pesés.

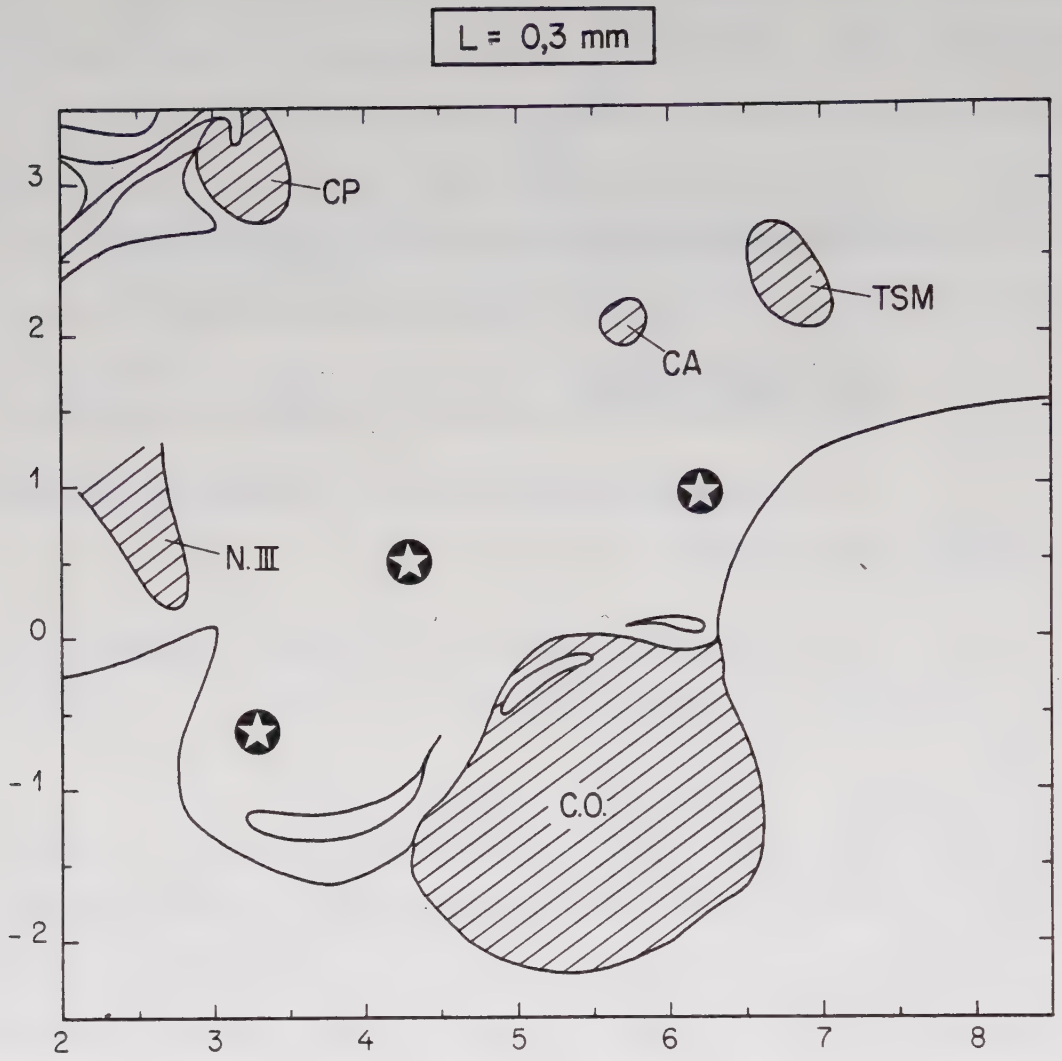


Fig. 27 - Représentation sagittale paramédiane de l'hypothalamus de la caille.

= implants de sels radioluminescents.

CO = *chiasma opticum*

CA = *commissura anterior*

TSM = *tractus septo-mesencephalicus*

CP = *commissura posterior*

NIII= *nervus oculomotorius*

N.B. : Comparer la position des implants avec la localisation des lésions inhibitrices du réflexe photosexuel (fig. 11, 12).

TRAITEMENT	PHOTO-PERIODE	LOCALISATION IMPLANTS				AUTOPSIE (DELAI : 15 jours)	
		REGION	A	L	H	Pg	2Tmg
I TEMOINS (5)	18L-6D	-	-	-	-	147 ± 5	1839 ± 321 [a]
II TEMOINS (8)	6L-18D	-	-	-	-	128 ± 7	76,8 ± 19,2
III RM (5)	6L-18D	CI	4,2	-0,3	+0,5	129 ± 7	63,5 ± 15,5
IV RLM (3)	6L-18D	CI	3,2	-0,3	-0,5	149 ± 5	1813 ± 343 [a]
V RLM (10)	6L-18D	CI	4,2	-0,3	±0,5	144 ± 8	1850 ± 316 [a]
VI RLM (6)	6L-18D	HA-PO	6,2	-0,3	±1,0	130 ± 8	80,8 ± 22,7

Tableau X : Répercussions de l'implantation de RLM et RM sur le développement testiculaire.

A,L,H = coordonnées stéréotaxiques. a = $p < 0,01$/Témoins 6L.
CI = complexe infundibulaire. Pg = poids corporel.
HA-PO = région hypothalamique antérieure-préoptique.
(n) = nombre d'animaux. 2Tmg = poids testiculaire.

Dans le cas des témoins, non implantés, développement ou quiescence testiculaires sont strictement liés au régime photopériodique. La croissance des testicules est forte (presque 2 g) chez les animaux photostimulés, elle est nulle (77 mg) chez les animaux maintenus en jours courts. De même, la présence de matériau radioactif mais non luminescent n'induit aucun développement testiculaire (64 mg).

Chez les animaux qui portent un implant RLM et maintenus en jours courts, la photostimulation directe du complexe infundibulaire déclenche une croissance testiculaire importante

pour dépasser 1 800 mg, quelle que soit la région, basale ou dorsale, sollicitée. Par contre, un éclairement localisé plus antérieurement (région antéro-préoptique) n'a aucun effet stimulant sur le développement des testicules qui restent au repos (80 mg).

Dans une seconde série d'expériences, le protocole suivi était semblable mais nous avons pu compléter notre étude par la détermination de la teneur des échantillons plasmatiques en LH et en testostérone. Les résultats en sont indiqués au tableau XI et représentés sur la fig. 28.

TRAITEMENT	PHOTOPERIODE	LOCALISATION IMPLANTS	Δ P %	2 T mg	Tt ng/10 ml	LH ng/ml
I TEMOINS (4)	18L-6D	-	+9,5	2240[a] ± 360	24,3[a] ± 3,7	4,48[a] ±0,67
II TEMOINS (6)	6L-18D	-	+10	16,8 ± 1,1	0,72 ±0,03	0,38 ±0,01
III RLM (6)	6L-18D	CI	+12,4	2300[a] ± 290	23,0[a] ± 1,3	3,87[a] ±0,41
IV RLM (3)	6L-18D	HA-PO	0	84 ± 5,1	1,25 ±0,66	0,94 ±0,25

Tableau XI : Effets de la photostimulation localisée par implant de RLM sur l'axe hypophyso-gonadique de la caille.
RLM = implant de matériau radioluminescent dans le complexe infundibulaire (CI) ou dans la région antéro-préoptique (HA-PO). Les coordonnées stéréotaxiques sont identiques à celles du tableau X.
a = $p < 0,01$/Témoins 6L-18D . 2 Tmg = poids des testicules (mg).
Δ P % = poids corporel (variation/poids initial).

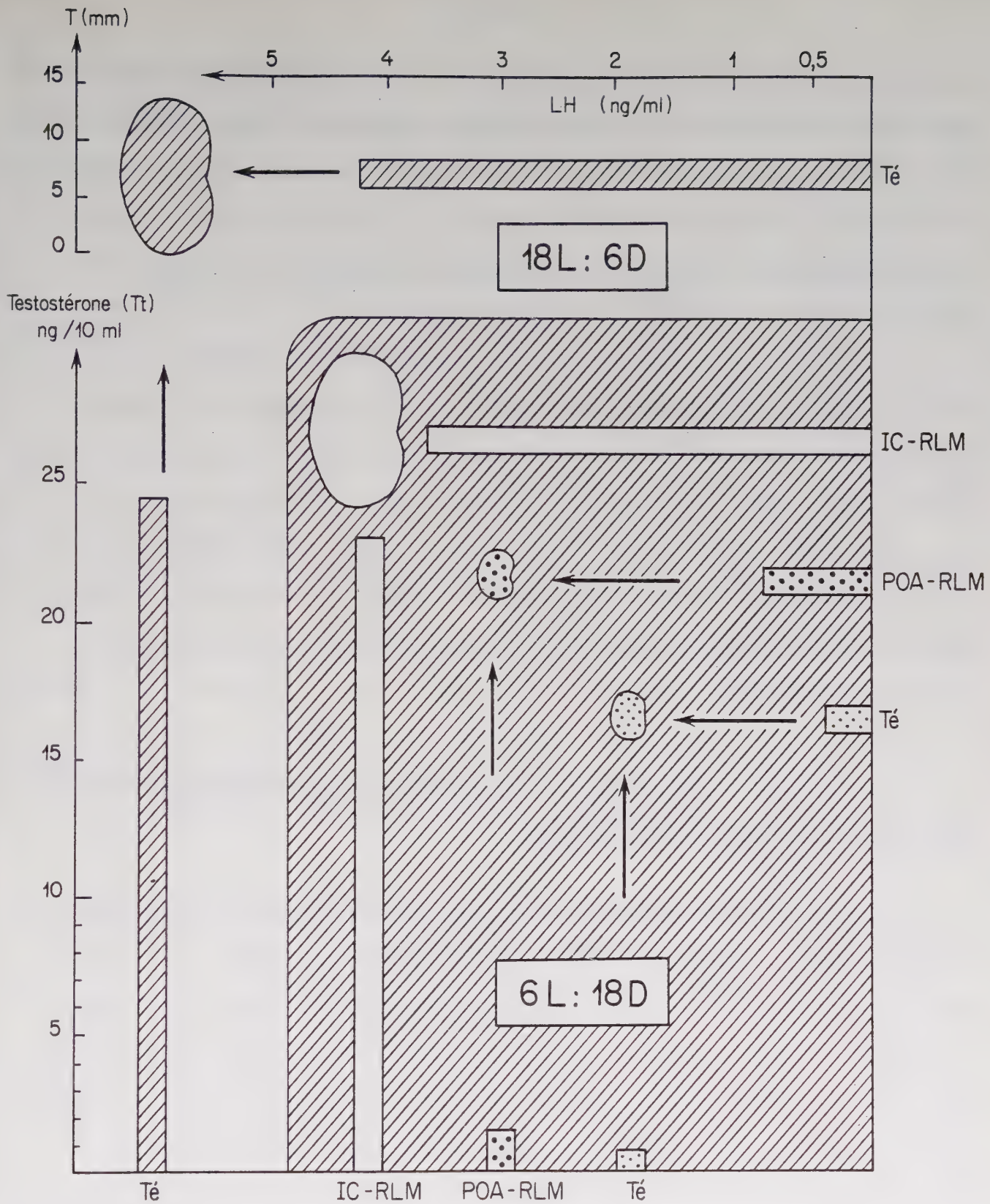


Fig. 28 - Réponse de l'axe hypophyso-gonadique à la photostimulation ambiante (18L-6D) et localisée(RLM ; 6L-18D). Trois paramètres sont représentés :

Teneur en LH plasmatique (diagramme horizontal), testostéronémie (diagramme vertical) et développement testiculaire (T, en mm)

Té = témoins.

POA - RLM = implant radioluminescent dans la région préoptique.

IC - RLM = implant radioluminescent dans le complexe infundibulaire.

Si l'on se réfère au niveau pondéral des testicules, les résultats sont rigoureusement comparables aux précédents : fort développement dans le cas de photostimulation externe (groupe I) ou interne, infundibulaire (groupe III). Stagnation chez les témoins non photostimulés (groupe II), absence de réponse à la photostimulation interne, préoptique (groupe IV).

Les résultats des dosages radioimmunologiques confirment amplement les données pondérales. En particulier la photostimulation localisée au complexe infundibulaire conduit à une forte augmentation des concentrations plasmatiques en testostérone et en LH, aussi importante ou peu s'en faut qu'après deux semaines de jours longs. Pendant ce temps, la photostimulation directe de la région préoptique n'améliore aucunement les sécrétions d'hormones gonadotrope et androgène.

2/ Etude de l'influence de la longueur d'onde du RLM sur la réponse testiculaire.

Au départ, la quiescence testiculaire des cailles élevées sous 6L-18D est contrôlée. Les implants de RLM sont placés soit dans la partie dorsale du complexe infundibulaire, soit dans la région préoptique (tableau XII). Deux types d'implants sont mis en place. Les deux sortes de RLM se caractérisent par leur spectre d'émission (maximum = 530 nm ou 620 nm) et par leur luminance (0,029 cd/m2 et 0,015 cd/m2). Comme nous avions l'intention de tester et de comparer l'efficacité gonadostimulante des deux sortes de RLM, verte et rouge, nous avons cherché à nous placer dans des conditions nous permettant de réaliser au mieux cette évaluation et nous avons choisi de nous situer dans la phase ascendante rapide du développement testiculaire.

Ceci explique pourquoi, au lieu du délai de deux semaines habituellement respecté, nous avons limité cette photostimulation expérimentale à 9 jours.

TRAITEMENT	PHOTO-PERIODE	LONGUEUR D'ONDE (nm)	2 T mg (DELAI = 9 jours)	
			CI	HA-PO
RLM	6L-18D	530	507 ± 73 (8)	53 + 21 (5)
RLM	6L-18D	620	737 ± 102 (8)	28 ± 9 (5)
TEMOINS	18L-6D	-	761 ± 68 (6)	
TEMOINS	6L-18D	-	56 ± 15 (9)	

Tableau XII : Effets de l'implantation de RLM de différentes longueurs d'ondes sur le poids des testicules (délai = 9 jours)
CI = complexe infundibulaire, région dorsale (A + 4,2 ; L - 03 ; H + 0,5).
HA-PO = région hypothalamique antérieure préoptique (A + 6,2 ; L - 0,3 ; H + 1,2).
(n) = nombre d'animaux.
2 T mg = Poids des testicules.

Il en résulte le poids relativement peu élevé (760 mg) atteint par les testicules des témoins soumis à la photopériode 18L-6D (tableau XII), les témoins non photostimulés restant eux, à un niveau très faible. On note que la photostimulation

profonde, localisée à la région préoptique n'est jamais suivie d'effet, quelle que soit la lumière émise par l'implant, verte (53 mg) ou rouge (28 mg).

Enfin, 9 jours d'éclairement localisé au complexe infundibulaire conduisent à un développement appréciable des testicules mais les implants à émission rouge-orangée apparaissent un peu plus efficaces (737 mg) que les implants à émission vert-jaune, encore que la différence entre les deux lots ne soit pas significative statistiquement.

3/ Photostimulation (RLM) du complexe infundibulaire désafférenté.

Le protocole expérimental est représenté dans la figure 29. Toute intervention (désafférentation, implantation de RLM ou modification de photopériode) est précédée par une laparotomie de contrôle de la taille du testicule gauche. Les animaux des groupes I et II subissent à l'âge de 5 semaines, une désafférentation haute de l'hypothalamus. L'axe du couteau est incliné à 60° de l'horizontale et sa lame (1,3 x 2,2 mm) circonscrit un îlot dont les limites rostro-caudales s'étendent de l'angle postéro-inférieur de la décussation supra-optique à la limite de l'émergence de la 3e paire de nerfs crâniens (nerf oculomoteur) (fig. 30). Latéralement, la lame du couteau affleure le tractus optique. Le cône de désafférentation laisse intacte la région du complexe infundibulaire, y compris sa partie dorsale. Les cailles désafférentées sont alimentées par sonde oesophagienne pendant au moins une semaine. Les animaux de ces groupes I et II, désafférentés, sont replacés en jours courts pendant deux semaines. Une seconde laparotomie (âge : 7 semaines) contrôle que leurs testicules sont toujours au repos (diamètre transversal inférieur à 2 mm).

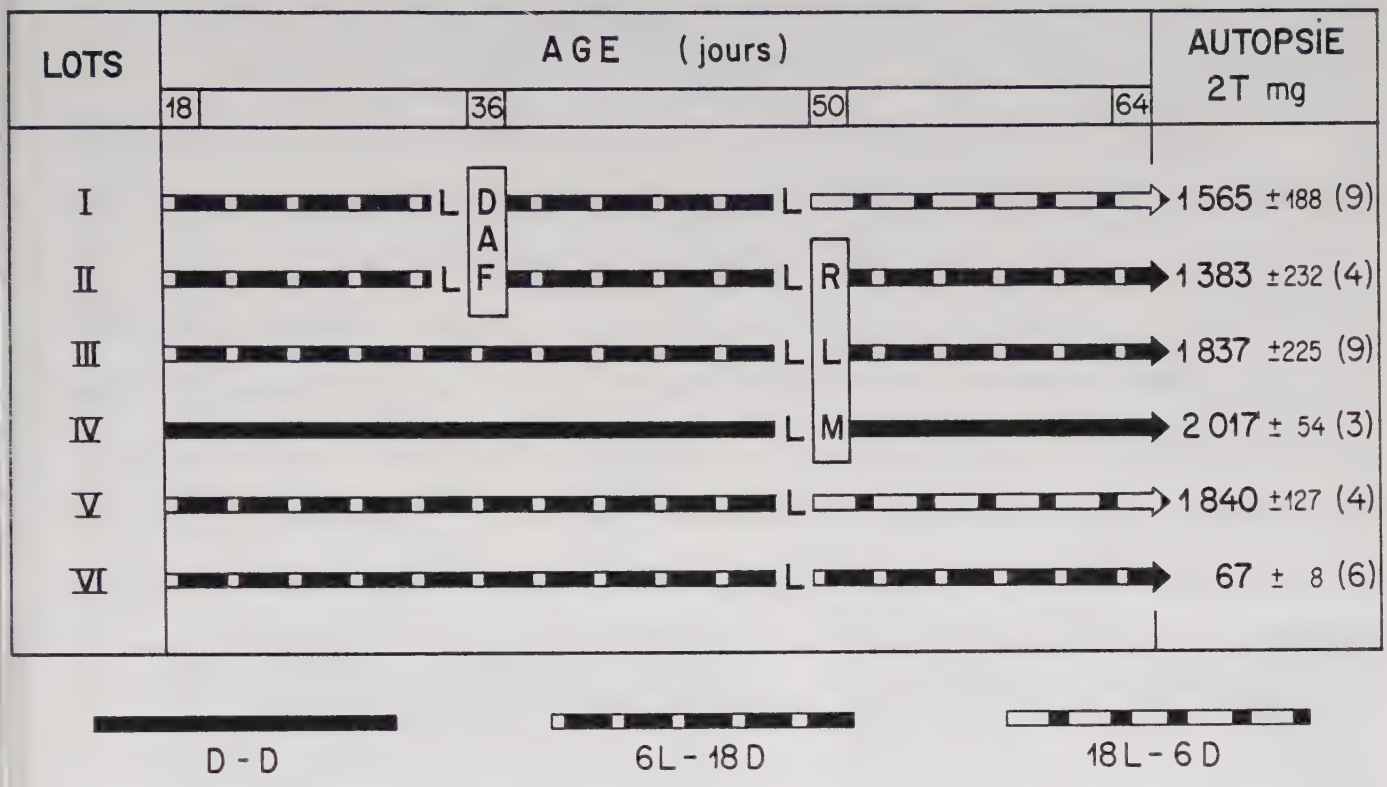


Fig. 29 - Photostimulation du complexe infundibulaire désafférenté :

Protocole expérimental et résultats.

L = laparotomie de contrôle.

DAF = désafférentation hypothalamique.

RLM = implantation de sels radioluminescents.

(n) = nombre d'animaux.

Lots I et II = désafférentation et photostimulation (I = 18L-6D ; II = RLM).

Lots III et IV = photostimulation par RLM (III = 6L-18D ; IV = D-D).

Lots V et VI = Témoins (V = 18L-6D ; VI = 6L-18D).

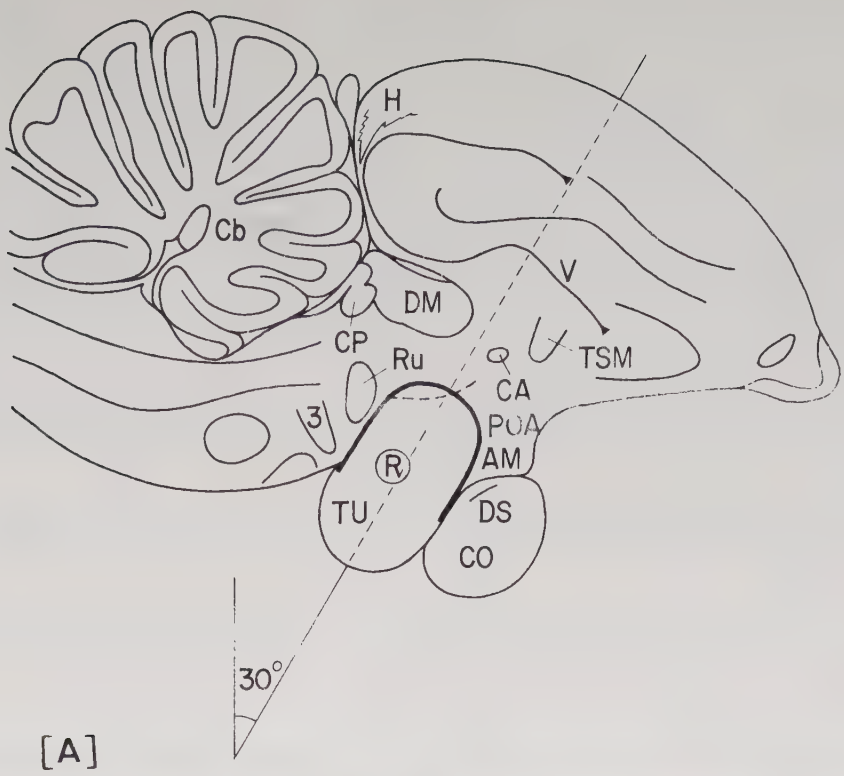
Les uns (groupe I) sont alors transférés en jours longs (18L-6D) et deux semaines de photostimulation externe conduisent à un important développement testiculaire (1,5 g). Les autres (groupe II) reçoivent un implant de RLM (530 nm) dans leur complexe infundibulaire et deux semaines de photostimulation profonde conduisent également à un important développement testiculaire (1,4 g).

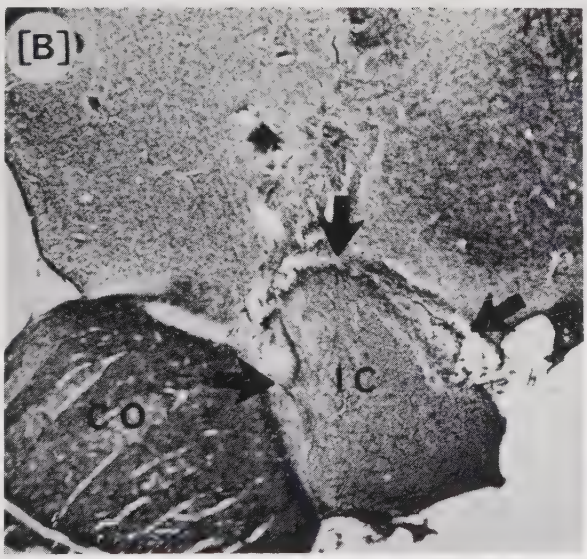
Les animaux des groupes III à VI ne sont pas opérés avant l'âge de 7 semaines. Elevés en photopériode courte (6L-18D= groupe III) ou sous obscurité permanente (D-D : groupe IV), ils reçoivent un implant infundibulaire de RLM (530 nm) et sont replacés dans les mêmes conditions d'éclairement, 6L-18D et D-D respectivement. Deux semaines de photostimulation profonde entraînent toujours un fort développement des testicules (1,8 et 2,0 g). Quant aux témoins, ils sont élevés en jours courts (6L-18D), leur repos sexuel est contrôlé à l'âge de 7 semaines, et ils sont placés soit en jours longs (groupe V), soit en jours courts (groupe VI).

Les cailles du groupe V répondent à la photostimulation externe (testicules = 1,8 g) alors que les témoins non photostimulés (VI) restent au repos sexuel (testicules = 67 mg).

4/ Photostimulation (RLM) du complexe infundibulaire après lésions préoptico-suprachiasmatiques.

Comme pour d'autres expériences impliquant plusieurs interventions successives, nous en avons indiqué le protocole sous forme séquentielle (fig. 31). Seules sont conservées les cailles qui, âgées de 5 semaines, ont des testicules d'un diamètre inférieur à 2 mm (laparotomie : L). Les témoins sont soit replacés en jours courts, et ils restent au repos sexuel (groupe III : 25 mg), soit transférés en jours longs et ils présentent le réflexe photosexuel habituel (1,8 g = groupe IV).





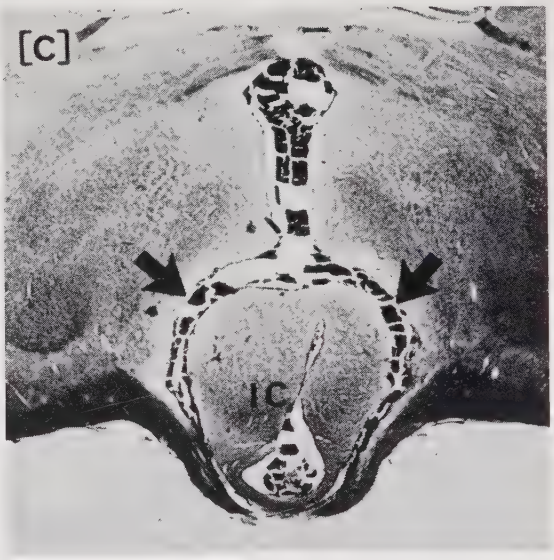


Fig. 30 - Désafférentation complète et photostimulation directe du complexe infundibulaire.

A = schéma parasagittal ; B = coupe parasagittale ; C = coupe frontale

AM = *nucleus anterior medialis hypothalami* ; CA = *commissura anterior* ; Cb = *cerebellum* ; CO = *chiasma opticum* ; CP = *commissura posterior* ; DM = *nucleus dorsomedialis thalami* ; DS = *décussatio supraoptica* ; H = *hippocampus* ; IC = complexe infundibulaire ; POA = *area preoptica* ; (R) = implant de sels radio-luminescents ; Ru = *nucleus ruber* ; TSM = *tractus septo-mesencephalicus* ; Tu = tuber ; V = ventricule ; 3 = *nervus oculo-motorius*.

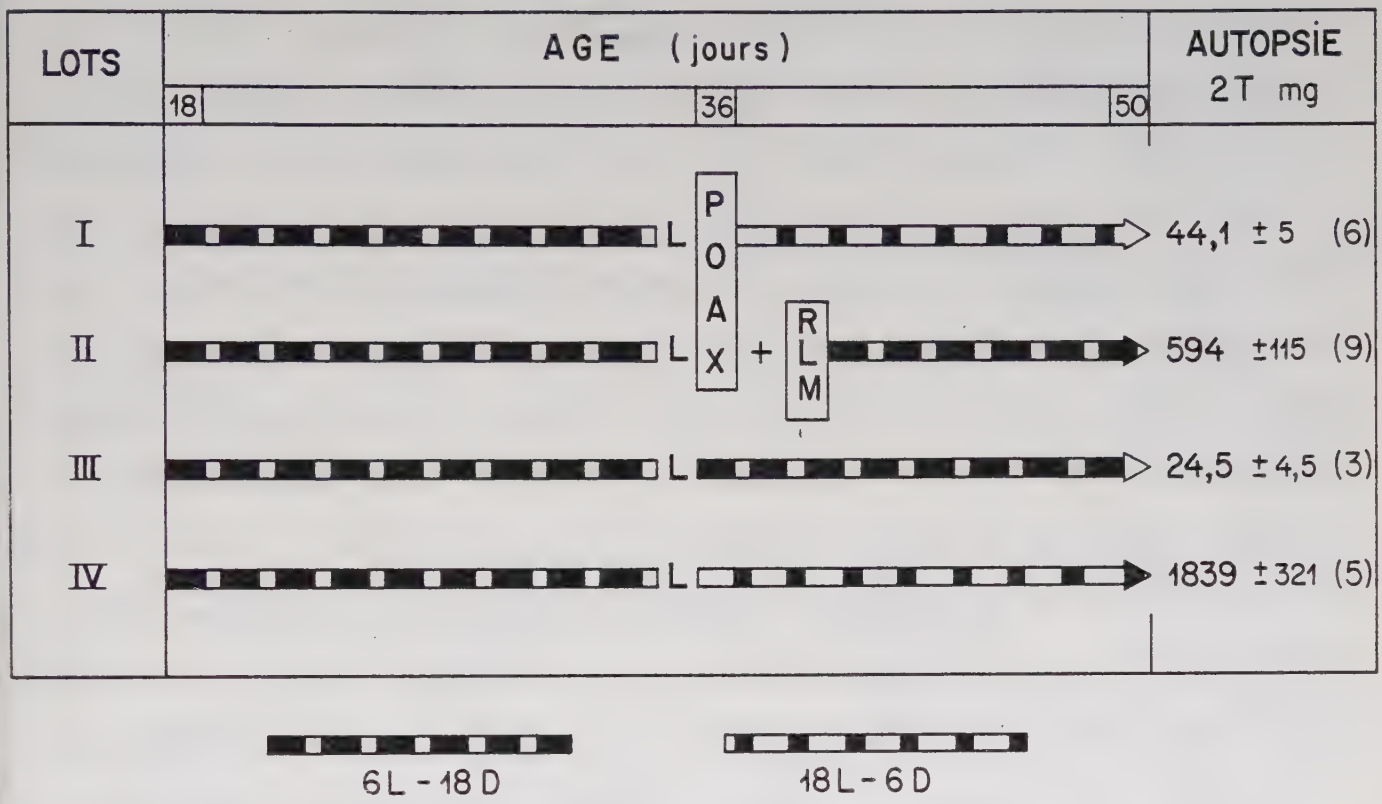


Fig. 31 - Protocole expérimental et résultats.

L = laparotomie intercostale.

POAX = lésion aire préoptique (A + 6,3 ; L ± 0,3 ; H + 0,6).

RLM = implantation sels radioluminescents dans le complexe infundibulaire (A + 4,2 ; L - 0,3 ; H + 0,5).

2 Tmg = Poids des testicules ; (n) nombre d'animaux.

Lots I et II : lésion préoptique et photostimulation (I = 18L-6D ; II = RLM).

Lots III et IV = Témoins (III = 6L-18D ; IV - 18L-6D).

Les animaux des deux groupes I et II subissent une lésion bilatérale de la région antéro-préoptique (coordonnées stéréotaxiques : A + 6,3 ; L ± 0,3 ; H + 0,6). Dans ce cas particulier, l'électrode de lésion était introduite avec une angulation antérieure de 60° sur l'horizontale de manière à ne pas compromettre le deuxième temps de l'intervention. Dans le premier groupe, les animaux ayant subi une lésion de l'aire préoptique POA-X sont placés en jours longs pour être photostimulés et,comme cela a déjà été rapporté, deux semaines de photostimulation externe ne parviennent pas à déclencher le réflexe photosexuel : les testicules restent de petite taille (45 mg). Dans le second groupe, les cailles à région préoptique lésée reçoivent en plus un implant infundibulaire de matériau radioluminescent (530 nm) et sont maintenues en jours courts. Dans ce cas, une telle photostimulation directe de l'hypothalamus parvient, malgré la lésion inhibitrice du complexe antéro-préoptique, à activer l'axe gonadotrope puisque l'on observe un développement, certes partiel (à peine 600 mg au terme de deux semaines, soit le tiers d'une réponse normale), mais significatif des testicules.

B - IMPLANTATION DE RLM ET ACTIVITE MULTIUNITAIRE

Cette expérimentation a été limitée à l'exploration du complexe infundibulaire pour les deux raisons suivantes : 1° - Divers arguments nous permettent de penser que, si la région hypothalamique antérieure préoptique est affectée par la lumière, il s'agit de réponses à la photostimulation ambiante, rétino-dépendantes. Certains arguments ont été présentés plus haut, d'autres le seront dans notre dernier chapitre. 2° - Seule la région infundibulaire présente la capacité de convertir l'énergie que lui apporte l'implant de RLM en activité gonadotrope. Il nous a donc semblé justifié de privilégier l'exploration du complexe infundibulaire.

Après le contrôle d'usage de la quiescence testiculaire, deux lots d'animaux entiers servent de témoins, les uns en jours courts (groupe I : 6L-18D) les autres en jours longs (groupe III : 18L-6D) : Tableau XIII.

Le lot II constitue un autre groupe témoin puisque, maintenu en jours courts, il reçoit un implant infundibulaire de matériau non luminescent. Il s'agit donc d'animaux qui ne sont photostimulés ni par voie externe ni par voie interne.

Les lots IV et V, qui restent en jours courts, comprennent des cailles qui reçoivent un implant radioluminescent dans la partie basale ou dans la partie dorsale du complexe infundibulaire.

La présence d'un implant dans le complexe infundibulaire n'affecte pas le poids corporel des animaux.

La photostimulation chronique, externe (18L-6D) ou profonde (RLM infundibulaire) déclenche le réflexe photosexuel (testicules pesant 2 g environ). Les cailles non photostimulées (groupe I et II) conservent au contraire des petits testicules. Dix jours après la première intervention (laparotomie, implantation infundibulaire), chaque caille est à nouveau placée en contention stéréotaxique et un puits à électrode est fixé sur le crâne. L'activité multiunitaire sera par la suite enregistrée dans le complexe infundibulaire (partie dorsale ou basale) de chaque animal.

L'analyse de la MUA est effectuée par le fichier PSTH, chaque spectre enregistré correspondant à une activité intégrée sur 200 secondes.

Un implant non luminescent (groupe II, tableau XIII) ne modifie pas la MUA infundibulaire spontanée, ni dans la région basale, ni dans la région dorsale du complexe par rapport à celle des témoins en jours courts, non implantés. La réponse positive au flash est significative dans les deux lots non photostimulés (fig. 32).

GROUPE Photopériode	Δ P %	2 T mg	ACTIVITE MULTIUNITAIRE INFUNDIBULAIRE		
				BASALE A+3,2;L+0,3;H-0,5	DORSALE A+4,2;L+0,3;H+0,5
I : TEMOIN 6L-18D (12)[1]	+ 12	±27,8 ± 2,7	S F	306 ± 39 735 ± 65[a] (15)[2]	367 ± 30 786 ±101[a] (20)[2]
II : RM DORSAL 6L-18D (15)[1]	+ 4	±63,5 ±15,5	S F	284 ± 20 417 ± 19[a] (20)[2]	376 ± 35 617 ± 56[a] (48)[2]
III : TEMOIN 18L-6D (9)[1]	+ 18	±2099 ± 313	S F	167 ± 30[b] 112 ± 24 (29)[2]	251 ± 15[b] 244 ± 18 (43)
IV:RLM BASAL 6L-18D (9)	- 4	±1813 ± 243	S F	190 ± 38[c] 155 ± 44 (12)[2]	308 ± 46 215 ± 30 (24)
V : RLM DORSAL 6L-18D (11)	+ 1	±2037 ± 342	S F	206 ± 26[c] 175 ± 21 (28)[2]	292 ± 20[c] 232 ± 21 (57)

Tableau XIII - Répercussions de la photostimulation profonde du complexe infundibulaire sur l'activité multiunitaire des régions infundibulaires basale et dorsale (MUA intégrée/200 s ; S = spontanée; F = flash).

RLM = implant de matériau radioluminescent , RM = implant de matériau radioactif non luminescent. Les implants unilatéraux sont localisés en position dorsale (A+4,2;L-0,3;H+0,5) ou basale (A+3,2;L-0,3;H-0,5). La MUA est enregistrée dans les mêmes régions dorsale ou basale mais en position symétrique (L + 0,3).

Δ P % = variation du poids corporel ; 2 Tmg = poids testiculaire.

(n)[1] = nombre d'animaux; (n)[2] = nombre de spectres enregistrés.

a = $p < 0,01$/MUA spontanée. b = $p < 0,01$/I. c = $p < 0,05$/I.

Nous retrouvons avec les témoins placés en photopériode longue (18L-6D) les effets de la photostimulation chronique, à savoir une diminution du niveau de MUA spontanée et la disparition de toute réponse positive au flash.

La photostimulation chronique et localisée du complexe infundibulaire par implant RLM reproduit plus ou moins nettement les effets de la photostimulation externe. La tendance à la diminution de la MUA spontanée, par rapport au niveau observé chez les animaux maintenus en jours courts et ayant ou non reçu un implant non luminescent, est constante, mais la différence n'est pas toujours significative statistiquement. Les niveaux de MUA spontanée enregistrés dans les deux parties, basale et dorsale, du complexe infundibulaire, systématiquement explorées chez les cailles portant un implant RLM ont été regroupés sous la même représentation dans la figure 32. Le comportement de ces populations neuroniques est affecté de façon beaucoup plus caractéristique lorsqu'interviennent des stimulations photiques intermittentes. La forte réponse positive (aux éclairs de lumière blanche) qui survient chez l'animal soumis à une photopériode courte (avec ou sans implant RM) n'apparaît ni chez la caille soumise à une photopériode longue, ni chez la caille qui porte un implant infundibulaire RLM : la tendance va même à une diminution de la MUA intégrée lors des stimulations par flash (jusqu'à 30 %).

L'analyse des spectres de MUA (fig. 33) montre que la perturbation résultant des stimulations par flash, chez les cailles au repos, c'est-à-dire élevées en jours courts et sans RLM, (tracé II), constitue un phénomène tardif, tout différent de la réponse optique, précoce, brève et de grande amplitude, observée dans le tectum (tracé III). Le spectre d'activité est au contraire très calme chez les cailles photogonadostimulées par RLM qu'elles soient ou non soumises aux flash (tracé I).

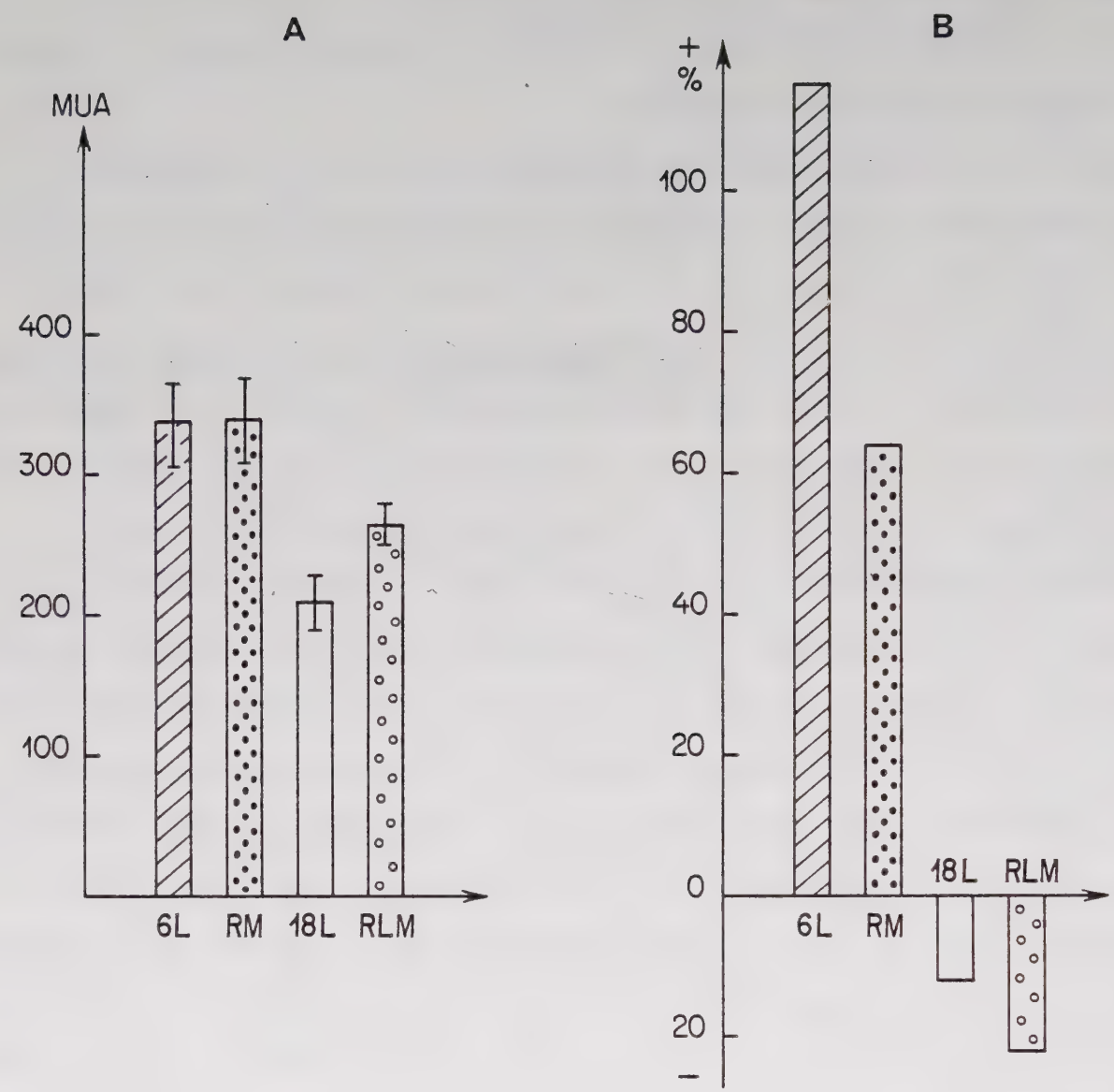


Fig. 32 - Activité multiunitaire infundibulaire en fonction de traitements lumineux chroniques (A = activité spontanée) ou aigus (B = variations induites par flashes en % de A). Les valeurs observées dans les zones basale et dorsale (tableau XIII) sont ici cumulées.

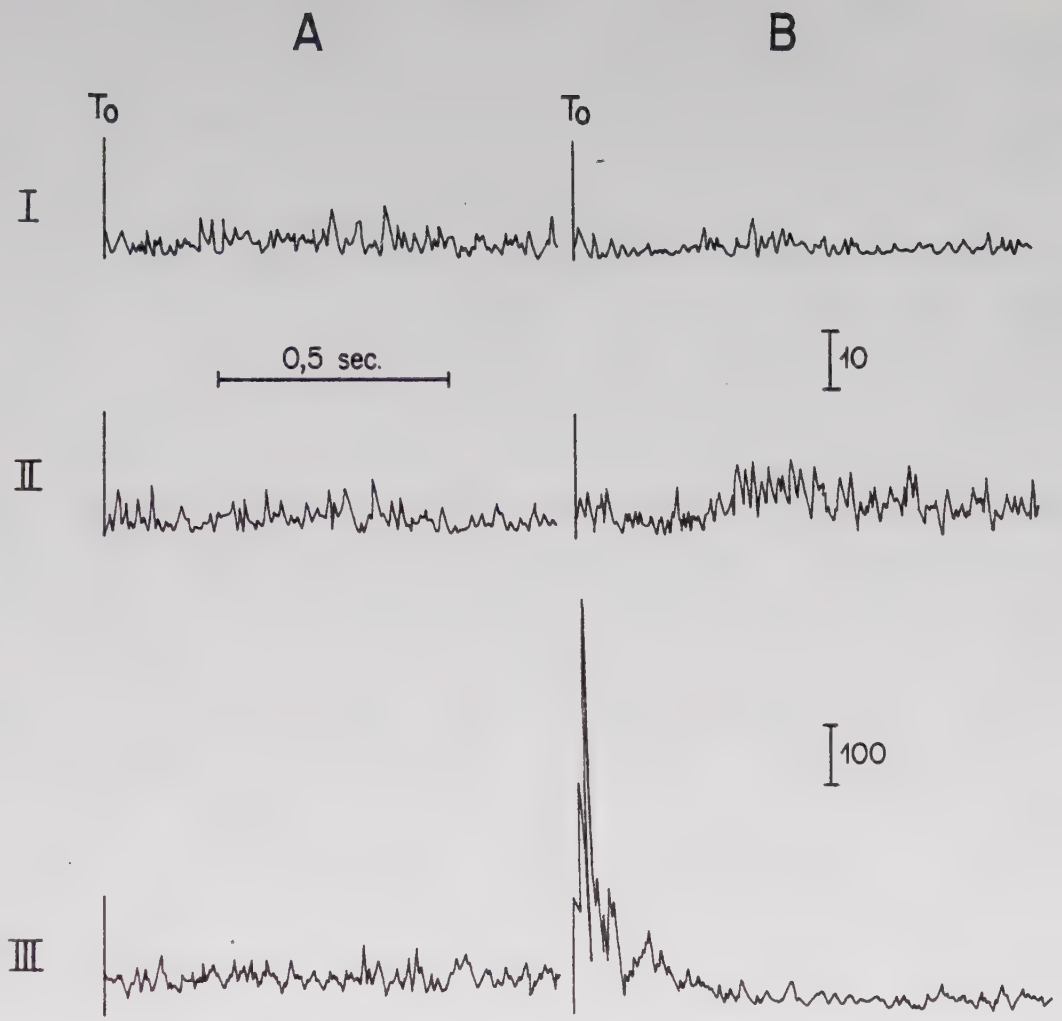


Fig. 33 - Exemples de spectres (PSTH) de MUA intégrée (200 s) obtenus dans le complexe infundibulaire (I et II) et dans le tectum (III) de cailles portant:un implant infundibulaire radio-luminescent (I), un implant infundibulaire non luminescent (II) ou intacte (III).

Etalonnage : I et II = 10 spikes ; III = 100 spikes.

A = MUA spontanée ; B = MUA flash.

C - DISCUSSION

Nous avons noté au premier chapitre des "Résultats et Discussions" que les sections des nerfs optiques démontrent qu'une photoréception extra-rétinienne est susceptible (en absence de récepteurs rétiniens fonctionnels) de provoquer une activation gonadotrope. Nous avions également rappelé (J. BENOIT, de 1934 à 1970) que la lumière constitue le signal avertisseur principal des structures nerveuses qui contrôlent la gonadostimulation et que les radiations lumineuses pénètrent facilement jusqu'à l'encéphale du canard Pékin. A sa suite, d'autres auteurs montrèrent, dans d'autres espèces, que la mise en place de capuchons sur la tête, ou que des injections d'encre de chine sous la peau du crâne - dont l'effet est de réduire ou de supprimer la pénétration transcrânienne des radiations lumineuses externes - réduisent ou suppriment également l'action gonadostimulante de la lumière (IVANOVA, 1935 ; MENAKER et al., 1970 ; GWINNER et al., 1971 ; OISHI et LAUBER, 1973). La contre-épreuve de ces expériences a été en partie réalisée par la mise en place d'une plaque de peinture radioluminescente sur le crâne de la caille, ce qui déclenche le réflexe de gonadostimulation (KATO et al., 1967 ; FOLLETT et al., 1975 a). Sachant que les radiations lumineuses sont capables d'atteindre l'encéphale, on tire argument de ces expériences pour admettre que certaines structures encéphaliques sont photo-réactionnelles en terme de gonadostimulation, encore qu'une interférence rétinienne ne soit pas formellement exclue.

Nous avons déjà discuté les résultats de nos désafférentations et en particulier le fait qu'une désafférentation de l'hypothalamus combinée à la section bilatérale des nerfs optiques laisse se développer la réponse testiculaire à une photopériode de 18L-6D, chez la caille (OLIVER et al., 1973). Nous en avions conclu

à la compétence photogonadotrope et à la photosensibilité directe des structures nerveuses contenues dans l'îlot hypothalamique. Dans ce cas, en effet, (et celui d'animaux thalamiques et aveugles s'en rapprocherait), la sollicitation directe, par pénétration trans-tissulaire de l'éclairement ambiant, des formations infundibulaires paraît nécessaire puisque non seulement les fibres rétinofuges mais aussi les afférences nerveuses à l'hypothalamus sont interrompues.

Il est évident que l'appréciation, chez l'animal entier, des rôles tenus respectivement par les récepteurs périphériques (rétiniens) et profonds dans le réflexe photosexuel est extrêmement délicate. Elle se heurte d'ailleurs à des difficultés méthodologiques considérables. BENOIT et ASSENMACHER,(1953 b), BENOIT et al., (1953 c) se sont efforcés de limiter l'éclairement à la seule région oculaire, à l'exclusion de son voisinage immédiat, chez des canards entiers ou à nerfs optiques sectionnés. Ils ont ainsi obtenu un certain nombre d'arguments permettant d'assigner à la rétine une fonction neurovégétative conduisant à l'activation hypothalamo-gonadotrope via les fibres du nerf optique. Cependant, cette participation active de l'oeil n'a pu être retrouvée chez le moineau et y a même été infirmée (MENAKER, 1968, 1969, 1972 ; MENAKER et al., 1970 ; UNDERWOOD et MENAKER, 1970, 1971 ; Mc MILLAN et al., 1975). Par ailleurs, YOKOYAMA et FARNER (1976) ont montré que les informations rétiniennes photiques peuvent avoir des effets inhibiteurs sur la sécrétion de LH chez le moineau femelle. Chez la caille, les données de la littérature sont contradictoires mais surtout fragmentaires. D'après OISHI et al., (1966) l'oeil n'intervient pas dans la gonadostimulation alors que des résultats plus récents et plus précis puisqu'ils mettent en oeuvre des dosages radio-immunochimiques de la testostérone plasmatique plaident en faveur d'un rôle conjoint des photorécepteurs rétiniens et extrarétiniens dans la régulation photogonadotrope (BONS et al., 1975). Dans la même espèce, HOMMA et al.,

(1972) et SIOPES et WILSON (1974) ont apporté d'autres éléments. Les yeux ne semblent pas indispensables à la maturation et au fonctionnement de l'appareil reproducteur mâle ou femelle et, chez le mâle, la maturation sexuelle est même accélérée après énucléation. D'autre part, l'activité endocrine des testicules suit les fluctuations de la photopériode artificielle lorsqu'on la fait varier plusieurs fois de suite, mais elle ne les suit plus, en restant toujours relativement élevée, chez des cailles aveugles.

C'est un aspect que nous ne discuterons pas plus avant car, abordant les problèmes liés aux rythmes biologiques, il nous écarterait de notre thème. Pour en revenir au rôle éventuellement joué par l'oeil dans le réflexe photosexuel de la caille , HOMMA et SAKAKIBARA (1971) ont introduit du matériau radioluminescent de différentes longueurs d'onde (580 nm : orange; 430 nm : bleu, 0,1 cd/m2) dans la chambre postérieure de l'oeil, sans réussir à provoquer la moindre croissance testiculaire. Il se peut que l'intervention au niveau de la chambre postérieure de l'oeil soit mal supportée par la rétine.

Quant à la localisation et à la mise en jeu par acheminement direct de l'énergie lumineuse des structures profondes impliquées dans le réflexe photosexuel chacun connaît les expériences princeps de BENOIT : la mise en place d'une baguette de quartz revêtue de vernis isolant, sauf à ses extrémités, dans l'orbite, après énucléation, permet de focaliser l'éclairement sur les régions hypophysaire (BENOIT, 1938a) ou hypothalamique (BENOIT, 1938b). Un grand nombre d'expériences furent ainsi réalisées, au cours desquelles une forte croissance des testicules attestait la vigueur du réflexe photosexuel déclenché, chez le canard impubère ou chez le canard adulte en quiescence saisonnière. On en trouvera des revues exhaustives in : BENOIT et ASSENMACHER, 1955, 1959 ; BENOIT, 1974.

Quant à nous, nous avons repris l'étude des formations nerveuses à compétence gonadotrope et de leur photosensibilité en implantant le matériau radioluminescent par voie stéréotaxique. La source lumineuse implantée directement dans le complexe infundibulaire de la caille déclenche effectivement un fort développement testiculaire (OLIVER et BAYLÉ, 1976 a,c) et une augmentation considérable de la testostéronémie et du taux plasmatique de LH (OLIVER et al., 1979). Par contre, l'implantation infundibulaire de matériau non-radioluminescent (mais possédant les mêmes caractéristiques de radioactivité) ne permet pas au réflexe photosexuel de se manifester (OLIVER et BAYLÉ, 1976 d). Dans ces conditions, il est clair que la mise en jeu de la réponse gonadotrope ne dépend pas de l'émission de rayons bêta par la source radioactive et doit donc avoir une origine purement photique. Cependant, l'amplitude de la réponse hypophyso-gonadique à l'implant RLM pouvait être liée à un effet cumulé de l'éclairement permanent de l'hypothalamus résultant de l'émission radioluminescente, surajouté à l'éclairement externe survenant régulièrement au cours de la photopériode $6L_{9-15}18D$. Or des cailles implantées et élevées en obscurité permanente (D - D) présentent une croissance testiculaire aussi forte que celle des animaux implantés et élevés sous 6L-18D (OLIVER et al., 1977b). Donc, dans ces expériences, la gonadostimulation ne dépend pas de la superposition de la stimulation lumineuse locale permanente et de la photofraction ambiante. Le facteur déterminant est bien lié à la seule mise en jeu directe de la photosensibilité de certaines populations de neurones infundibulaires. Comme la section des nerfs optiques (OLIVER et BAYLÉ , non publié) n'altère pas l'efficacité de la stimulation profonde par RLM, toute participation rétinienne peut être exclue, et ce d'autant plus que la croissance testiculaire subsiste chez les cailles dont l'îlot

hypothalamique désafférenté est photostimulé par un implant RLM (OLIVER et al., 1977b). Un autre indice réside dans la totale inefficacité d'implants RLM situés, plus en avant, à une distance de 2 mm seulement de la région infundibulaire photosensible (OLIVER et BAYLÉ, 1976b).

Il faut bien admettre que la photo-activation directe des formations infundibulaires implique une sensibilité très fine. Cette extrême sensibilité des photorécepteurs hypothalamiques est connue chez le canard (BENOIT, 1938a, 1970). Transposée à l'animal intact, elle peut expliquer que des radiations lumineuses conservent leur efficacité en dépit de leur trajet à travers les tissus. Le tissu nerveux conduit assez bien la lumière et la transmission des radiations visibles jusqu'à l'hypothalamus est d'autant meilleure que leur longueur d'onde est plus grande (BENOIT et al., 1953 a, b ; 1954 a, b). Dans nos expériences, la faible taille des implants de matériau radioluminescent (0,6 à 0,7 mm de diamètre et 0,2 mm d'épaisseur) et la très faible luminance des échantillons (0,015 cd/m2 en lumière rouge ; 0,029 cd/m2 en lumière verte) plaident en faveur d'une sensibilité très développée aux niveaux atteints. A cet égard, il nous a été impossible de distinguer entre les deux longueurs d'onde du RLM dont nous disposions, soit 530 et 620 nm (OLIVER et BAYLÉ, 1976 e). On sait que la croissance testiculaire, d'abord progressive, se ralentit au fur et à mesure que la photostimulation se prolonge pour atteindre un niveau submaximal qui n'évoluera plus que lentement (FOLLETT et FARNER, 1966). Nous avons souvent constaté que, dans nos conditions expérimentales, un niveau de développement testiculaire submaximal était pratiquement atteint au terme de nos deux semaines de photopériode 18L-6D. Pour obtenir une meilleure discrimination, nous avons donc tenté de contrôler l'efficacité des implants RLM dans le complexe infundibulaire au bout de 9 jours seulement, mais la différence entre les deux groupes

ne révèle qu'une tendance, non significative, en faveur du matériau de λ = 620 nm. Il nous est donc impossible de dire si, réellement, les populations infundibulaires sont plus sensibles à une longueur d'onde qu'à une autre. On regrettera évidemment que notre seul paramètre soit fourni par le poids testiculaire. Nous pensons qu'en fait, un problème de ce genre nécessitera non seulement la mise en jeu de dosages hormonaux - LH, testostérone - mais que ceux-ci devront être effectués au long d'une étude cinétique complète allant de 1 à 14 jours après la mise en place des implants. Cette expérience est inscrite à notre programme. Peut-être obtiendrons-nous ainsi quelque indication. La détermination de la LH-RH serait également souhaitable. Les tentatives faites en ce sens avec B. KERDELHUÉ, infructueuses jusqu'alors, devront être elles aussi reprises. Les investigations destinées à établir le spectre de sensibilité des photorécepteurs rétiniens et profonds sont par ailleurs extrêmement difficiles à conduire. L'acheminement direct des radiations lumineuses par une baguette de quartz révèle que l'hypothalamus du canard répond dans une région spectrale allant de 366 nm (lumière de WOOD) à 740 nm (rouge foncé) (BENOIT, 1938 a ; BENOIT et OTT, 1944 ; BENOIT et al., 1950). Utilisant des filtres interférentiels, il a été possible d'étudier la photosensibilité de l'hypothalamus aux radiations visibles mais il reste toujours aussi difficile de fixer la part revenant aux photorécepteurs rétiniens et profonds chez l'animal entier (BENOIT, 1970).

L'hypothalamus de la caille semble être sollicité plus difficilement que celui du canard par les faibles longueurs d'onde. L'introduction de plaques de matériau émettant des radiations de 430 nm dans la *fissura longitudinalis cerebri* n'entraîne une croissance testiculaire que dans 1 cas sur 13 (HOMMA et SAKAKIBARA, 1971). Encore faut-il noter que la localisation de cet implant n'est

peut-être pas la meilleure possible. De même, la mise en place de matériau analogue derrière le globe oculaire ne provoque une bonne réponse que dans un animal. Le développement des testicules est seulement partiel dans un autre cas, il est nul chez les autres cailles (11). De toute façon, s'agissant de longueur d'onde courte, la pénétration tissulaire de ces radiations ne peut être que médiocre.

Les caractéristiques des implants radioluminescents que nous avons mis en place - petite taille, luminance très faible - laissent supposer que les radiations lumineuses émises n'ont qu'une diffusion très limitée, ne dépassant pas, sans doute, les régions situées au voisinage immédiat de l'implant. Il s'àgit donc de stimulations lumineuses localisées très ponctuelles. Or, celles-ci n'ont d'efficacité gonadotrope que si elles intéressent les régions basale et dorsale du complexe infundibulaire que nous connaissons bien, c'est-à-dire, celles dont l'exclusion par électrocoagulation supprime le réflexe photosexuel. Elles n'ont pas d'effet dans la région préoptique. Voici donc un point important : des lésions électrolytiques centrées sur la région préoptico-suprachiasmatique suppriment elles aussi toute réponse hypophyso-gonadique à la lumière mais l'introduction d'implants radioluminescents au même endroit exactement, chez l'animal intact par ailleurs, n'entraîne aucune croissance des testicules qui restent aussi petits que chez les témoins non photostimulés (OLIVER et BAYLÉ, 1976 a, b). Les taux plasmatiques de LH et de testostérone restent d'ailleurs très faibles après implantation de RLM dans la région préoptique (OLIVER et al., 1979a).

Nous nous trouvons donc en face d'une différenciation fonctionnelle entre deux régions. Les formations infundibulaires se révèlent douées d'une grande sensibilité à la photostimulation directe. Les structures préoptico-suprachiasmatiques se révèlent par contre réfractaires à la photostimulation directe. Par ailleurs,

la mobilisation de ces deux régions par les messages rétiniens y revêt des formes différentes (MUA).

KORDON et BENOIT (1967, cités par BENOIT, 1970) ont introduit la lumière blanche dans l'hypothalamus par des fibres optiques de 0,3 à 0,4 mm de diamètre. L'éclairement direct à faible intensité de la région de l'éminence médiane, du tuber, suffit à déclencher la croissance testiculaire. Au niveau de l'hypothalamus antérieur il faut apporter un éclairement de forte intensité. Même à forte intensité, l'éclairement de la région préoptique est inefficace et il en est ainsi de celui de l'hypothalamus postérieur ou latéral.

Les résultats de HOMMA et SAKAKIBARA (1971) ne leur ont pas permis de retrouver semblable différenciation entre les régions infundibulaire et antéro-préoptique. L'introduction de plaques de peinture radioluminescente orange (580 nm) dans la *fissura longitudinalis cerebri* ou à proximité du foramen optique, contre l'os sphénoïde, entraîne un rapide développement testiculaire. La taille de ces plaques (3 x 2 x 0,8 mm) leur interdit d'agir sélectivement sur l'une ou l'autre région. La luminance de ce matériau (3,5 fois plus forte que celle de notre RLM = 0,1 contre au plus 0,029 cd/m2) est également un facteur limitant.

Tout à fait récemment, YOKOYAMA et al., (1978) ont présenté des données qui s'accordent parfaitement aux nôtres. Un faisceau de lumière (650 nm) est conduit par fibre optique à proximité de - ou dans - l'hypothalamus basal (y compris le *nucleus ventromedialis* de CROSBY, selon OKSCHE et FARNER, 1974). Ce traitement induit une croissance des testicules aussi importante que chez les cailles intactes élevées en jours longs. Il se traduit également par une forte testostéronémie et par une concentration plasmatique en LH très augmentée. Les résultats sont aussi probants après énucléation

bilatérale. Cependant, l'orientation du faisceau de lumière sur la région antéro-préoptique reste inefficace. Dans ces expériences, la surface d'émission de lumière est petite (inférieure à 1 mm2). Un inconvénient ne peut cependant être évité puisqu'il est inhérent à la propagation des ondes lumineuses à la sortie d'une fibre optique. Le rayon lumineux émerge en effet, à l'extrémité de la fibre, en faisant un angle de 6 à 20 degrés par rapport au plan de section de la fibre, si bien que, à la sortie de la fibre optique, la source ponctuelle s'étale en cône. Pour interpréter leurs résultats, YOKOYAMA et al., (1978) supposent que la propagation du cône lumineux dans le tissu nerveux est négligeable. On peut néanmoins relever que la réponse gonadotrope est plus forte lorsque l'extrémité de la fibre optique est décalée en direction dorsale par rapport aux aires photosensibles elles-mêmes, comme si l'ouverture du cône permettait une meilleure sollicitation photique des cellules susceptibles d'être activées. Le plus important, à nos yeux, reste néanmoins que l'éclairement du noyau infundibulaire basal déclenche l'activation de l'axe gonadotrope alors que l'éclairement de la région antéro-préoptique en est incapable.

Néanmoins,qu'il s'agisse de sel radioluminescent ou de fibre optique, la méthodologie de stimulation photique profonde comporte ses propres limites. Si une mise en jeu de processus irritatifs semble pouvoir être écartée (l'implant de corindon n'est pas suivi d'effet), nous ne connaissons que fort mal le comportement des radiations lumineuses dans le tissu nerveux et nous ne savons pas du tout comment les cellules infundibulaires assument la transduction photogonadotrope . Malgré tout, cette transformation d'énergie lumineuse en énergie gonadotrope, au niveau infundibulaire, est à notre avis certaine.

Il n'est pas dit pour autant que ces capacités photoréactionnelles soient l'apanage exclusif des populations neuroniques infundibulaires. Dès 1939, BENOIT et KEHL montraient que, chez le canard, l'éclairement localisé de la région rhinencéphalique entraînait un développement testiculaire considérable. L'éclairement des régions postérieures, latérales ou supérieures du télencéphale par la même technique (baguette de quartz) n'était suivi d'aucun effet. La région rhinencéphalique impliquée dans ce cas nous semblait correspondre approximativement à la structure que nous avions identifiée comme le lobe paraolfactif (BAYLÉ et al., 1974), chez la caille. L'introduction de pastilles radioluminescentes dans cette région fut donc tentée et des résultats préliminaires confirment que la stimulation photique permanente directe, bilatérale, du lobe paraolfactif déclenche le développement des testicules chez des cailles non photostimulées par ailleurs (OLIVER et al., en préparation). Auparavant, HOMMA et SAKAKIBARA (1971) avaient obtenu une réponse testiculaire positive dans 50 % des cas après introduction de matériau radioluminescent dans la région du lobe olfactif. Compte-tenu de la taille des implants radioluminescents et/ou de leur proximité immédiate de l'hypothalamus basal (HOMMA et al., 1977), compte-tenu également de l'angle d'ouverture du cône lumineux à la sortie d'une fibre optique (YOKOYAMA et al., 1978), une contamination hypothalamique pourrait expliquer les réponses testiculaires observées après certaines photostimulations profondes. Il reste que dans d'autres cas (celui du lobe paraolfactif en particulier), l'éloignement de la source lumineuse est tel qu'une activation directe est impossible. Il faut donc que l'énergie lumineuse soit captée et transformée au niveau de ces structures lointaines pour être conduite (par voie nerveuse?) aux populations de neurones à compétence gonadotrope.

Quant à la nature de ces "photorécepteurs" profonds, hypothalamiques ou autres, elle reste inconnue. Leur existence ne repose que sur des arguments physiologiques et non histologiques. Aucune structure ou pigment rappelant les unités photoréceptrices n'a pu être observé dans l'hypothalamus des Oiseaux (HARTWIG, 1975). On ne possède, plus généralement, aucune donnée sur la structure des photorécepteurs encéphaliques des Oiseaux, sur leurs pigments ou composés photolabiles, ni sur les processus de photo-activation dont ils sont le siège (OKSCHE et HARTWIG, 1975). Deux régions pourtant, ont retenu l'attention à cet égard. L'organe paraventriculaire du 3ème ventricule d'une part, bien développé chez les Sauropsidés mais absent chez lès Mammifères, et dont l'organisation rappelle celle de la rétine (VIGH, 1971). Aucun composé photolabile n'a cependant pu y être trouvé (HARTWIG, 1975). Le Wulst d'autre part, protubérance symétrique, bilatérale, de la région dorso-médiane du télencéphale des Oiseaux, plus ou moins développée selon l'espèce. En culture de tissus, certaines cellules de cette région prélevée chez la poule présentent une structure ciliaire nette (TISCHNER et HIRSCHBERGER, 1977).

Nous avons, pour notre part, abordé ce problème des photorécepteurs profonds sous un autre angle. La stimulation photique directe de certaines populations neuroniques du complexe infundibulaire conduit à une stimulation du système hypothalamo-gonadotrope ce qui implique une succession d'événements débutant par le captage de l'énergie lumineuse et aboutissant à la synthèse et à la livraison de facteurs hypothalamiques gonadotropes, et ceci dans un espace aussi restreint que le complexe infundibulaire - du moins dans certaines conditions expérimentales telles que l'implantation de RLM dans l'hypothalamus désafférenté. Une partie des processus qui se déroulent doit vraisemblablement se traduire par

une séquence d'événements électriques. Nous avons cherché à les enregistrer au niveau des groupes de neurones où ils ont, à priori, le plus de chance de survenir, ceux dont la photostimulation directe est suivie d'effet gonadostimulant.

La photostimulation locale du complexe infundibulaire s'accompagne d'une diminution de l'activité multiunitaire spontanée d'environ 25 %. Nous observons donc la même tendance que lors de la photostimulation externe mais avec une amplitude moindre. D'ailleurs, les deux situations sont loin d'être identiques : stimulation permanente mais très limitée dans son intensité et sa distribution, d'une part, stimulation photopériodique générale de l'autre. Les récepteurs rétiniens n'ont aucun rôle à jouer dans le premier cas, ce sont les premiers intéressés dans le second. De plus, l'introduction de l'implant radioluminescent dans le complexe infundibulaire ne peut être d'une innocuité totale et entraîne fatalement des altérations d'origine mécanique du côté de l'implantation. Enfin, la présence de RLM d'un côté nous a contraint à enregistrer la MUA de l'autre côté. Aux effets de la photostimulation elle-même peuvent s'ajouter ceux d'interrelations symétriques. Des projections du *nucleus medialis hypothalami posterioris* d'un côté sur son homologue de l'autre côté ont été décrites après injection de peroxydase chez le pigeon (BOUILLÉ et al., 1977).

Plus nets sont les effets de la photostimulation locale du complexe infundibulaire sur les réponses au flash puisque celles-ci disparaissent, à moins qu'elles ne tendent à s'inverser.

Les modifications des paramètres de l'activité multiunitaire infundibulaire relevées après mise en place de RLM rejoignent les observations faites chez l'animal entier lors du passage d'une photopériode courte, non gonadostimulante, à une photopériode longue. On les retrouve dans les deux parties, basale et

dorsale, du complexe infundibulaire, quelle que soit d'ailleurs la localisation précise, elle-même basale ou dorsale, de l'implant radioluminescent. Notre approche multiunitaire ne nous permet donc toujours pas de dissocier fonctionnellement ces deux régions.

Nous remarquerons que, dans ce cas, l'intervention des photorécepteurs rétiniens est exclue. Les modifications de la MUA peuvent donc refléter la réorganisation qui doit affecter les neurones hypothalamiques lorsqu'ils répondent à l'éclairement direct des formations infundibulaires pour déclencher une activation gonadotrope, sans que des messages optiques aient eu à intervenir.

Si nous n'avons pas pu distinguer, d'après leur MUA, les deux régions infundibulaires basale et dorsale l'une de l'autre, la distinction fonctionnelle entre l'entité infundibulaire et l'entité préoptique s'affirme par contre. Non seulement elles répondent différemment à des stimulations photiques aiguës mais leurs photoréactivités directes sont complètement différentes. La première répond, mais non la seconde, à l'implant de RLM. Certains conditionnements expérimentaux tendent même à accentuer les différences. La réponse testiculaire à la photostimulation locale (RLM) du complexe infundibulaire désafférenté rappelle celle que l'on obtient lors d'une stimulation photopériodique externe malgré la désafférentation de l'hypothalamus. Elle exclutcependant plus radicalement encore toute participation extra-infundibulaire, préoptique en particulier. Une autre situation expérimentale apporte une contribution intéressante. C'est celle qui cumule l'introduction d'une source lumineuse dans le complexe infundibulaire et la lésion bilatérale de l'aire préoptico-suprachiasmatique. Dans ces conditions, le développement des gonades est indiscutable même s'il n'est que partiel puisqu'il atteint le tiers seulement du développement obtenu quand la région antéro-préoptique est intacte. Là encore, les structures hypothalamiques

médio-basales parviennent à répondre à l'éclairement en suscitant une activation gonadotrope alors que les composantes antéro-préoptiquesde la machinerie du réflexe photosexuel sont éliminées. Si ce résultat plaide, à son tour, en faveur d'une photosensibilité et d'une capacité gonadotrope propres aux neurones infundibulaires, il présente toutefois un autre intérêt. Il rappelle que, chez l'animal entier qui ne se réduit pas à nos préparations expérimentales, le couplage préoptico-infundibulaire(et les interactions qu'il permet)constitue un élément fondamental du réflexe photosexuel de l'Oiseau. L'efficacité inhibitrice des lésions antéro-préoptiques, non compensée par la photostimulation externe, en est un signe. Un autre fait est apporté par l'immunocytochimie qui a permis d'identifier des péricaryons à LH-RF dans les noyaux suprachiasmatique et préoptique (BONS et al., 1977 ; OKSCHE, 1978) et dans le complexe tubérien (BONS et al., 1978). Nous abordons là des arguments d'ordre morphologique que nous allons retrouver dans notre dernier chapitre.

IV

RECHERCHES HODOLOGIQUES

Nous avons choisi de terminer la présentation de nos résultats par des données morphologiques. Elles auraient pu, si elles avaient été plus nombreuses, constituer le départ et le support de nos investigations fonctionnelles. Nous avons préféré les considérer comme leur complément, ou comme leur aboutissement provisoire, qui nous permettra de répondre en partie aux deux questions suivantes: 1° la rétine envoie-t'elle des afférences aux régions qui manifestent une compétence gonadotrope ? 2° comment l'équipement afférent du complexe infundibulaire est-il constitué ?

A - AFFERENCES HYPOTHALAMO-PREOPTIQUES D'ORIGINE RETINIENNE.

10 cailles adultes ont été utilisées. L'injection de péroxydase du raifort (HRP : 0,05 µl) est réalisée selon les coordonnées stéréotaxiques A + 6,3 ; L + 0,3 ; H + 0,8. Quelques

heures (24 à 31 h) plus tard, les animaux sont sacrifiés. Les cerveaux et les globes oculaires sont prélevés après perfusion par le fixateur de KARNOVSKY (1965) puis coupés en série sous congélation.

Le produit de réaction coloré résultant de l'oxydation de la diaminobenzidine par la HRP en présence de péroxyde d'hydrogène diffuse,autour du site d'injection, dans les espaces intercellulaires de l'hypothalamus antérieur et de l'aire préoptique (fig. 34).

Le globe oculaire est coupé au cryotome selon un plan horizontal ou selon un plan vertical. L'examen histologique des coupes sériées révèle la présence de cellules marquées par le produit de réaction dans la couche des cellules ganglionnaires de la rétine (fig. 34). Ces cellules sont peu nombreuses et sont dispersées autour de l'émergence du nerf optique. Il s'agit de

— ∘ —

Fig. 34 - Microphotographies montrant:

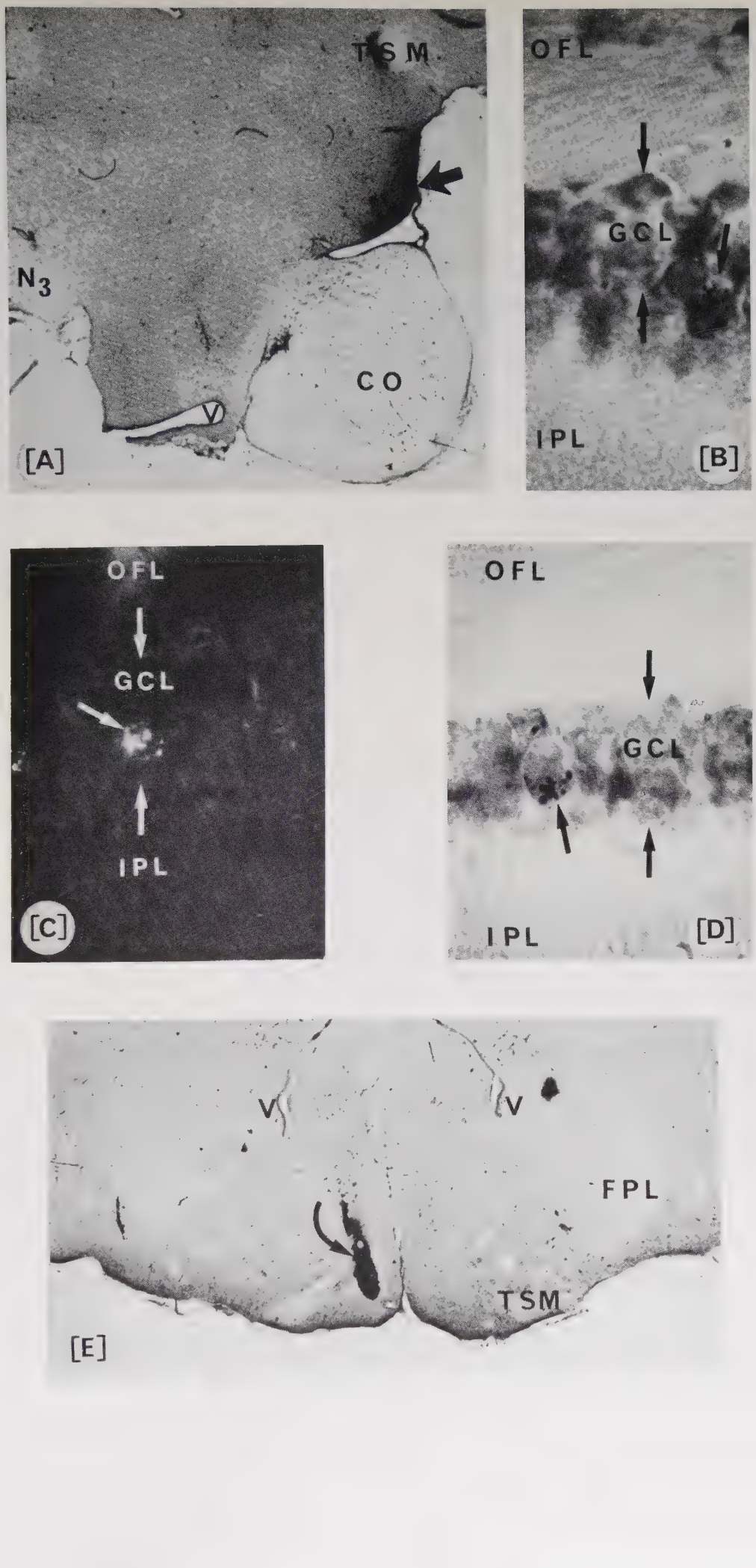
- le site d'injection de HRP:

A, coupe parasagittale ; (G = x 18).

E, coupe frontale ; (G = x 18).

-des cellules ganglionnaires de la rétine marquées par le produit de réaction, en microscopie optique en champ clair (B,D) et en champ sombre (C) - (G = x 1450).

CGL = couche des cellules ganglionnaires de la rétine; CO = chiasma optique; FPL = faisceau prosencéphalique latéral; IPL = couche plexiforme interne de la rétine; N3=nerf oculomoteur; OFL=couche fibreuse externe de la rétine; TSM = tractus septo-mésencéphalique; V = ventricule.


TSM
N3
CO
V
[A]
OFL
GCL
IPL
[B]
OFL
GCL
IPL
[C]
OFL
GCL
IPL
[D]
V
V
FPL
TSM
[E]

péricaryons de forme globulaire, contenant quelques granulations sphériques de couleur brun sombre. Nous n'avons pas pu voir de cellules ganglionnaires marquées dans les parties latérales de la rétine.

L'injection de HRP dans le complexe infundibulaire ne nous a jamais permis de retrouver les grains de produit de réaction dans les cellules rétiniennes ganglionnaires.

B - AFFERENCES INFUNDIBULAIRES

Cette étude a porté sur 12 cailles adultes. L'animal est placé en contention stéréotaxique. L'injection de HRP est faite avec une angulation antérieure de 60° par rapport au plan horizontal. L'injection de 0,05 ou de 0,1 µl de solution de HRP dans le complexe infundibulaire est répartie sur 30 minutes (A + 4,2; L - 0,3; H + 0,2). Six à 24 heures plus tard, les animaux sont sacrifiés. Les cerveaux et les globes oculaires sont prélevés, conservés et utilisés selon le même processus qu'en A.

Le site d'injection (fig. 35a,b) qui peut déjà être repéré macroscopiquement dès le traitement des coupes par la diaminobenzidine et le péroxyde d'hydrogène, est centré sur la partie dorsale du complexe infundibulaire et les espaces intercellulaires de toute la région sont contaminés par le produit de réaction du fait de la diffusion de la protéine injectée.

Aucun marquage rétinien n'a été observé, comme nous l'avons indiqué plus haut.

Par contre, l'examen histologique des coupes sériées frontales ou sagittales du cerveau permet de repérer des péricaryons marqués dans différentes structures nerveuses centrales (fig. 35a). Dans le télencéphale, de telles cellules marquées par des grains de produit de réaction se rencontrent : dans l'hippocampe (fig. 36a,b),

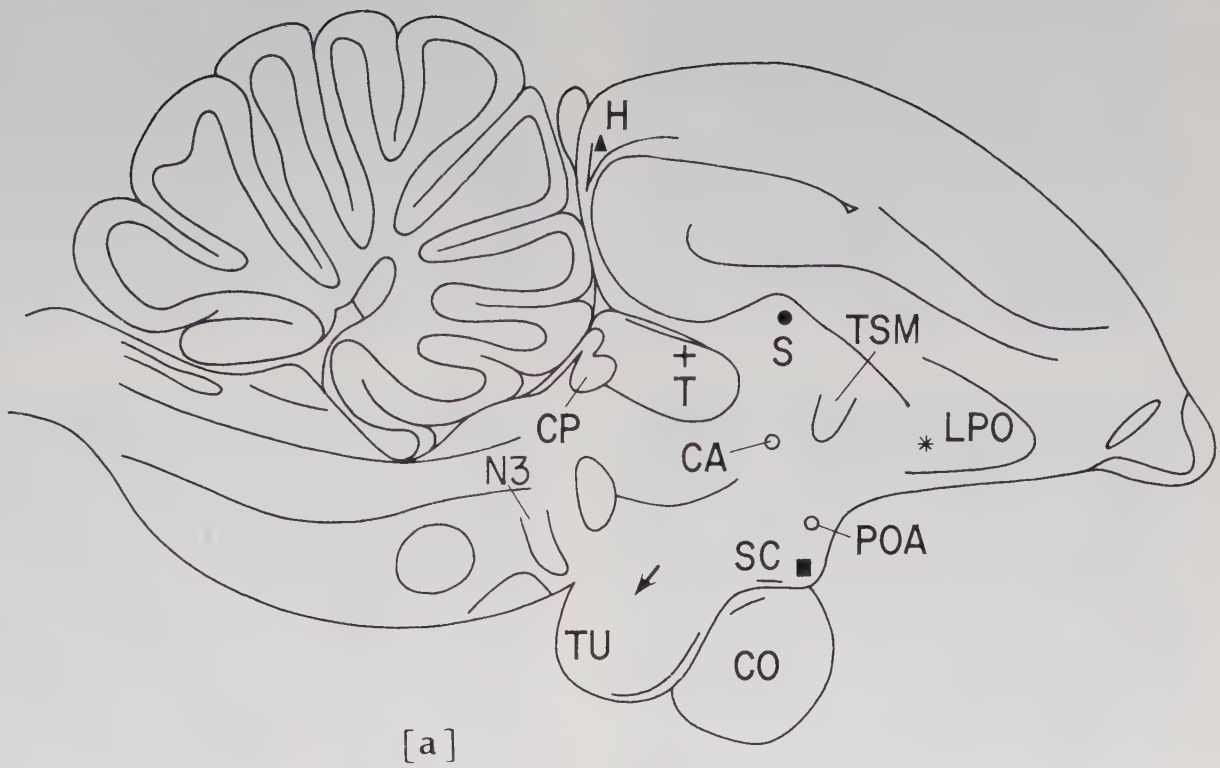
dans le septum médian (fig. 36 c, d) et dans l'aire paraolfactive (fig. 36 e,f). Le plus souvent, il s'agit de neurones multipolaires, assez nombreux, dont le soma, les prolongements dendritiques primaires et le cône axonique sont chargés de produit de réaction de la HRP. On trouve également quelques cellules marquées, plus rares, dans l'aire préoptique. Leur corps cellulaire est arrondi (fig. 37, a,b) alors que, plus ventralement et caudalement, la région suprachiasmatique se caractérise par un petit groupe de cellules marquées dont le péricaryon de forme lenticulaire (fig. 37,c,d) rappelle des cellules bipolaires et dans lequel le produit de réaction est un peu moins dense. La dernière localisation enfin de cellules contenant les grains caractéristiques se rencontre dans la région dorsale et rostrale du thalamus. Les cellules y ont une forme plus ou moins arrondie (fig. 37,e,f), leurs prolongements dendritiques ne sont pas apparents et elles sont assez peu chargées en produit de réaction.

Rappelons simplement que ces diverses localisations de cellules marquées sont absentes lorsque la HRP est injectée dans un îlot infundibulaire désafférenté (cf. chapitre I,C).

C - DISCUSSION

Nous terminions le chapitre précédent en remarquant que, pour la plupart, les arguments qui militent en faveur de l'intervention de photorécepteurs, rétiniens ou profonds, dans la photogonadostimulation sont des arguments physiologiques. Les preuves anatomiques sont beaucoup plus rares.

Une possibilité relativement nouvelle s'offrait avec la technique du marquage rétrograde par la peroxydase. Elle permet de révéler les péricaryons d'origine des terminaisons nerveuses qui captent l'enzyme (KRISTENSON et al., 1971 ; LA VAIL et LA VAIL, 1972). C'est ainsi que, quelques heures après injection



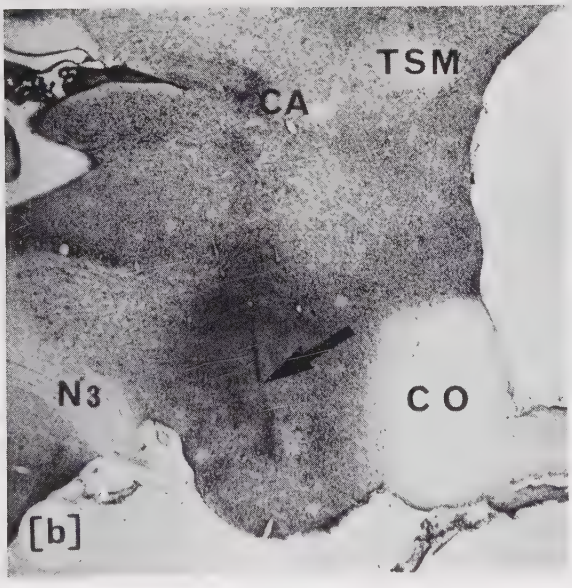


Fig. 35 - Injection (▼) de HRP dans le complexe infundibulaire et localisation des neurones marqués : H (▲) = *hippocampus* ; S (●) = *septum* ; T (✚) = *thalamus* ; LPO (✱) = *lobus paraolfactorius* ; POA (○) *area preoptica* ; SC (■) = *nucleus suprachiasmaticus* ; CA = *commissura anterior* ; CO = *chiasma opticum* ; CP = *commissura posterior* ; N_3 = *nervus oculomotorius* ; TSM = *tractus septo-mesencephalicus* ; Tu = tuber.

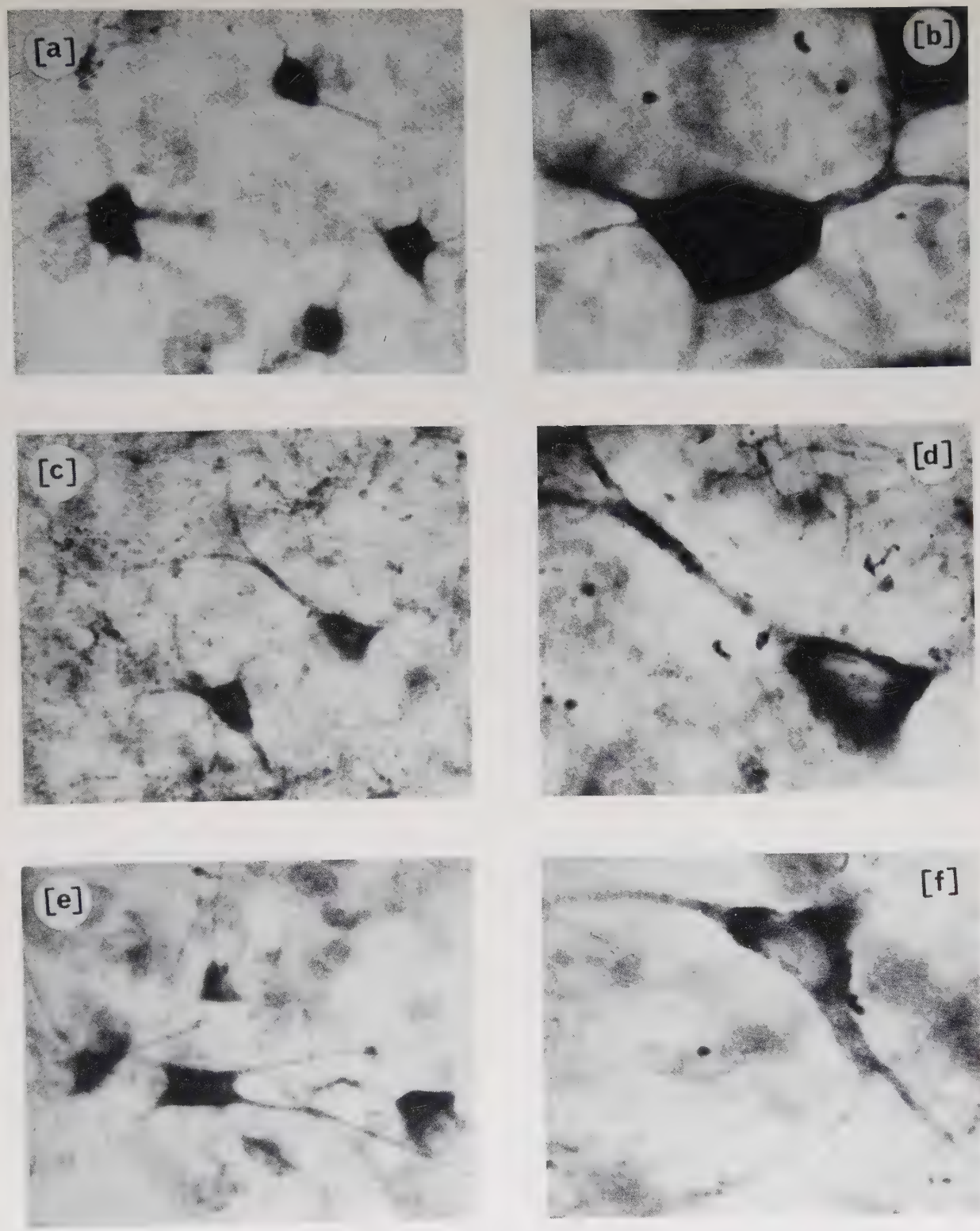


Fig. 36 - Microphotographies de neurones marqués par H.R.P.

a, b = hippocampe ; c, d = septum median ; e, f = lobe paraolfactif

a, c, e = x 580 ; b, d, f = x 1450

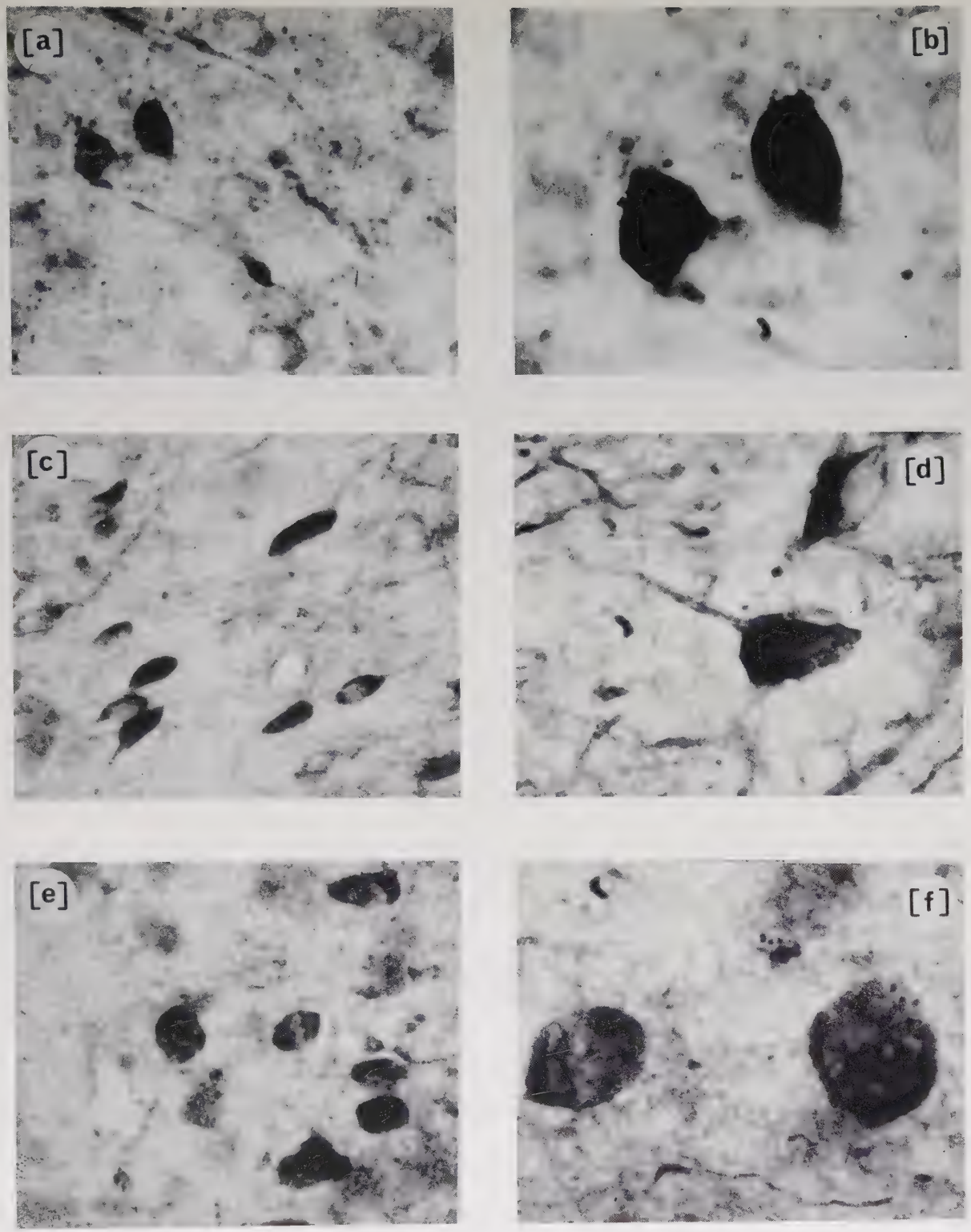


Fig. 37 - Microphotographies de neurones marqués par H.R.P.

a, b = aire préoptique ; c, d = noyau supra-chiasmatique ;

e, f = thalamus dorsal

a, c, e : x 580 ; b, d, f = x 1450

de HRP dans la région hypothalamique antérieure - préoptique, nous avons observé que certaines cellules de la couche ganglionnaire de la rétine étaient marquées (OLIVER et al., 1978a). Ces cellules, assez peu nombreuses, se trouvent plutôt à proximité du nerf optique et il ne nous a pas été possible d'en observer dans les régions plus latérales de la rétine, malgré l'examen systématique des coupes sériées.

Le produit de réaction que nous avons employé était la diaminobenzidine et il est vraisemblable qu'une plus grande finesse de marquage eût été obtenue en utilisant d'autres réactifs tels que l'orthodianizidine (van der LOOS, communication personnelle). Il ne semble pas que l'allongement du délai entre le moment de l'injection de HRP et celui de la perfusion par le fixateur permette le marquage d'un plus grand nombre de cellules ganglionnaires ni le marquage de cellules plus périphériques puisque, dans certains cas, nous avons attendu jusqu'à 40 heures. Le seul résultat était alors de brouiller les images de marquage par un empâtement de tout le cytoplasme des cellules marquées. D'ailleurs, le temps de survie que nous avons adopté - 24 à 31 h - correspond à celui retenu chez le poulet (LA VAIL et LA VAIL, 1974) ou le chat (VANEGAS et al., 1978).

Nous avons à maintes reprises, tenté d'injecter la HRP de façon sélective, soit dans la région préoptique, soit dans tel noyau de l'hypothalamus antérieur, suprachiasmatique en particulier. Or, même en injectant des quantités faibles de traceur, 0,05 µl voire 0,02 µl, nous n'avons jamais pu éviter la contamination d'une formation à l'autre. La distance entre les deux n'est guère que de quelques dizièmes de millimètre (0,6 - 0,8 mm) et la HRP diffuse dans les espaces extra-cellulairesavec une très grande facilité.

C'est, à notre connaissance, la première fois que les péricaryons d'origine des terminaisons hypothalamo-préoptiques des fibres optiques peuvent être observés directement dans la couche ganglionnaire de la rétine. Il faut toutefois noter la description déjà ancienne de petites cellules rétiniennes végétatives (les cellules neurovégétatives de BECHER, 1953, 1954, 1956) dont les axones quittent le tractus optique pour pénétrer dans l'hypothalamus. Nous pensons pouvoir écarter l'éventualité de tout artéfact d'origine vasculaire. Une contamination par voie sanguine ne saurait en effet prêter à confusion. Cela nous est arrivé de temps à autre. Les structures vasculaires sont alors envahies. Les arborisations du peigne en particulier sont très joliment marquées mais aucune cellule ganglionnaire ne contient de grain de produit de réaction.

Le trajet des fibres rétinofuges a fait l'objet d'études beaucoup plus nombreuses fondées sur le principe de la dégénérescence wallérienne antérograde et sa mise en évidence par imprégnation argentique. L'existence même de connexions rétino-hypothalamiques directes a, pendant longtemps, été extrêmement controversée (revue in BAYLÉ, 1968 b). Pour nous en tenir aux données obtenues relativement récemment chez les Oiseaux, BLÜMCKE,(1961) décrivait chez la poule des fibres qui, venant du nerf optique, longeaient la *lamina terminalis* pour se terminer dans la région supra-optique et paraventriculaire. Ce faisceau de fibres n'a cependant pu être retrouvé ni chez le pigeon (COWAN et al., 1961), ni chez *Zonotrichia leucophrys* (OKSCHE, 1970), ni chez le canard (BONS et ASSENMACHER, 1969). Seuls des indices pouvant traduire la présence de fibres dégénérées ont pu être relevés dans l'hypothalamus antérieur, a proximité de la *lamina terminalis*, sans qu'il soit possible d'établir une relation anatomique avec un groupe cellulaire particulier (OKSCHE, 1970). Chez le moineau entier, des projections

optiques se dirigent vers la partie latérale du noyau supraoptique mais l'existence de contacts synaptiques n'a pu être démontrée.

Par contre, la dégénérescence qui suit la section d'un nerf optique a permis de mettre en évidence en microscopie photonique un faisceau de fibres qui se détache latéralement et dorsalement du chiasma optique. Ce faisceau de fibres dégénérées s'épanouit et pénètre dans la région suprachiasmatique du canard (BONS et ASSENMACHER, 1969, 1973). L'observation au microscope électronique complète ces données puisque les fibres d'origine rétinienne viennent se terminer au contact de dendrites appartenant à des neurones situés très exactement entre le récessus préoptique et la partie médiane du noyau supraoptique (BONS, 1974, 1976). Des fibres et des terminaisons dégénérées ont également été observées dans le noyau suprachiasmatique du moineau après section du nerf optique (HARTWIG, 1974). Une autre approche a été suivie par MEIER (1973). On injecte de la leucine ou de la proline tritiée dans l'humeur vitrée du globe oculaire du pigeon ou du choucas. Ces marqueurs sont incorporés par les cellules de la rétine et transportés par leurs axones. L'autoradiographie révèle qu'ils aboutissent à l'hypothalamus controlatéral surtout, selon une triple distribution. La zone 1 s'étend à la portion antérieure du noyau supraoptique, les zones 2 et 3 sont plus en arrière et plus latérales. Ce marquage peut cependant indiquer, en plus de terminaisons, des fibres qui ne feraient que passer dans cette région.

Il est donc possible d'affirmer, à l'heure actuelle, que des cellules ganglionnaires de la rétine envoient leurs axones à la région hypothalamique antérieure, préoptique : on a vu leurs terminaisons (BONS, 1974 ; HARTWIG, 1974) on a vu leurs péricaryons d'origine (OLIVER et al., 1978a), on a mesuré la latence des potentiels

évoqués au niveau de leurs terminaisons après stimulation lumineuse de la rétine (van TIENHOVEN, 1970), et enfin, la stimulation par flash entraîne une activation multiunitaire des neurones situés dans la même région hypothalamique antérieure - préoptique dont le type est le même que celui de la réponse observée dans les relais optiques classiques (OLIVER et BAYLÉ, 1977).

Il en va tout autrement si l'on se tourne vers le complexe infundibulaire. Les potentiels évoqués lumineux y ont une latence longue (OLIVER et BAYLÉ, 1973), les modulations de l'activité multiunitaire surviennent tardivement après les flashes(OLIVER et BAYLÉ, 1975a), signes de mises en jeu indirectes. Surtout, aucune projection rétino-infundibulaire n'a pu être confirmée et nous n'avons pas observé de marquage au niveau de la rétine après injection de HRP dans le complexe infundibulaire. Le transport rétrograde du marqueur permet cependant un certain nombre d'autres localisations. La présence de cellules contenant des grains de produit de réaction dans la région préoptique et dans le noyau suprachiasmatique nous paraît particulièrement intéressante. Nous venons de voir en effet que ces groupements cellulaires constituent certainement des points d'impacts directs pour les messages rétinofuges. Ils pourraient donc constituer des relais susceptibles de répercuter les informations rétino-optiques sur les formations infundibulaires.

Nous avons également montré que certains neurones du thalamus dorsal et antérieur sont marqués après injection de péroxydase dans le complexe infundibulaire. Or, COWAN et al., (1961) ont décrit, chez le pigeon, des projections rétiniennes directes sur le *nucleus lateralis anterior thalami*. KARTEN et NAUTA (1968) ont mis en évidence, dans la même espèce, des terminaisons dégénérées dans le complexe antéro-dorsal du thalamus après énucléation. Ces connexions rétino-thalamiques constituent le maillon initial d'un

système de projections visuelles ascendantes qui se continue par des fibres thalamofuges aboutissant à *l'hyperstriatum accessorium*, cependant que les voies tectofuges transitent par le *nucleus rotundus* pour se terminer dans *l'ectostriatum* (KARTEN , 1969 ; KARTEN et al., 1973). De cet ensemble, nous retiendrons les projections rétino-thalamiques dorsales puisque c'est, semble-t'il, dans la même région thalamique dorsale antérieure que se trouvent les péricaryons dont les terminaisons infundibulaires ont capté la péroxydase. Nous voyons là la possibilité d'un second relai susceptible de répercuter les informations optiques sur les formations infundibulaires.Les autres marquages intracellulaires que nous avons notés après transport rétrograde de la HRP infundibulaire se trouvent, à plus grande distance, dans le télencéphale. Une partie des localisations télencéphaliques, hippocampe et septum, que nous avons décrite chez la caille (OLIVER et al., 1977a), l'a également été chez le pigeon (BOUILLÉ et al., 1977). Après injection de HRP dans la région du PMH (*nucleus medialis hypothalami posterioris*) du pigeon - homologue de ce que nous appelons "région dorsale du complexe infundibulaire" chez la caille - on trouve des granulations de produit de réaction dans de nombreuses cellules multipolaires de grande taille de l'hippocampe et dans des cellules de forme plus élliptique, moins nombreuses, du septum médian. L'existence de ces connexions hippocampo et septo-infundibulaire est d'autant mieux assurée que des lésions hippocampiques ou septales font apparaître des images de dégénérescence dans la région du PMH. Ces résultats sont exposés en détail dans la thèse de C. BOUILLÉ (1978), de même que les arguments qui tendent à faire attribuer au complexe hippocampo-septal un rôle déterminant dans l'entretien de l'activité corticotrope basale. Nous n'avons absolument pas testé cette possibilité chez la caille. Quant à l'éventualité d'une participation des structures

hippocampiques aux régulations gonadotropes, aucun élément ne nous semble la suggérer. Les connexions de la région infundibulaire dorsale avec le système limbique peuvent présenter un autre intérêt puisque van TIENHOVEN (1969) a rapproché cette région des formations prémamillaire des Mammifères.

Le marquage de cellules situées dans le lobe paraolfactif de la caille que nous avons pu voir après injection infundibulaire de HRP pourrait être plus significatif dans un contexte gonadotrope. En effet, BENOIT et KEHL montraient dès 1939 que la photostimulation directe du rhinencéphale, grâce à une baguette de quartz, induit une forte croissance testiculaire chez le canard. En comparant soigneusement la région dont l'éclairement active la fonction gonadotrope du canard et celle où se trouvent les cellules marquées par la péroxydase chez la caille, nous avons formulé l'hypothèse de leur homologie. Pour tester celle-ci, nous avons introduit des implants radioluminescents dans la région du lobe paraolfactif où l'on trouve les neurones marqués par la péroxydase infundibulaire. Des résultats préliminaires indiquent qu'un certain développement des testicules peut être ainsi obtenu chez la caille alors que des implants non luminescents n'ont aucun effet. Nous pourrions donc avoir affaire à des groupes cellulaires situés dans le lobe paraolfactif, dotés d'une certaine photosensibilité et qui pourraient s'articuler sur les populations infundibulaires à compétence gonadotrope.

L'examen critique du protocole que nous avons adopté pour réaliser notre expérience de repérage rétrograde des afférences infundibulaires nous conduit à préciser un point. Pour atteindre le complexe infundibulaire, la microseringue est descendue stéréotaxiquement selon un angle de 60° antérieur par rapport au plan horizontal. Ceci nous permettait d'éviter à la fois l'hippocampe

et le thalamus dorsal, bien en arrière du trajet suivi, et les structures septales, préoptiques et suprachiasmatiques, situées plus en avant. Cependant, on ne peut éviter que la micropipette traverse le tractus cortico-septal. Malgré toutes les précautions prises pour éviter les fuites de péroxydase en cours de descente de la micro-pipette, une contamination des axones de ce faisceau reste théoriquement possible et le doute ne peut être complètement levé en ce qui concerne le marquage intracellulaire des neurones du septum médian.

Finalement, les résultats que nous avons pu obtenir sur le plan hodologique dépassent peut-être le cadre de leur présentation initiale dans la mesure où, au-delà de l'évocation d'une infrastructure sous-tendant les mécanismes photosexuels au niveau hypothalamique-préoptique, il nous permettent d'entrevoir une insertion des régulations gonadotropes dans un ensemble plus vaste inféodé au système limbique.

CONCLUSIONS

Notre propos, tel que nous le présentions au début de ce travail était d'étudier "les structures nerveuses centrales" susceptibles d'intervenir dans le réflexe photosexuel des Oiseaux et les modalités de leur mise en jeu et de leur fonctionnement.

A l'origine de toute notre expérimentation, se trouve le fait que les deux seules structures nerveuses dont l'exclusion supprime le réflexe photosexuel (RPS) classique (en ce sens que l'activation génitale est provoquée par la photostimulation externe) sont situées dans le complexe infundibulaire (CI) et dans la région hypothalamique antérieure - préoptique (HA-PO). En effet, ni la section bilatérale des nerfs optiques, ni l'ablation des hémisphères ne retirent à la photogonadostimulation son efficacité. Cette inhibition du RPS après lésion électrolytique bilatérale, soit de la partie basale ou dorsale du CI, soit de la région HA-PO est attestée non seulement par la taille des testicules, mais aussi par les taux plasmatiques de testostérone et de LH. Si les deux régions comprennent des groupes de neurones à LH-RF chez la caille, comme cela a été montré par ailleurs chez le canard, on peut, dans un premier temps interpréter le résultat de la lésion de l'une ou de l'autre en arguant de ce fait à l'élimination d'une masse critique de structure gonadotrophique.

Or, cette interprétation ne tient pas. En effet, on ne saurait considérer les rôles joués par les deux formations, CI et HA-PO comme identiques, et nombreuses sont les circonstances expérimentales qui conduisent à les dissocier. C'est ainsi que, dans nos conditions de travail, une désafférentation nerveuse de l'hypothalamus médio-basal dont la limite antérieure affleure la décussation supraoptique et qui sépare donc nos deux régions critiques, n'empêche pas le RPS de se dérouler. Il y faut néanmoins deux conditions dont la non-observance est rédhibitoire : la désafférentation ne doit

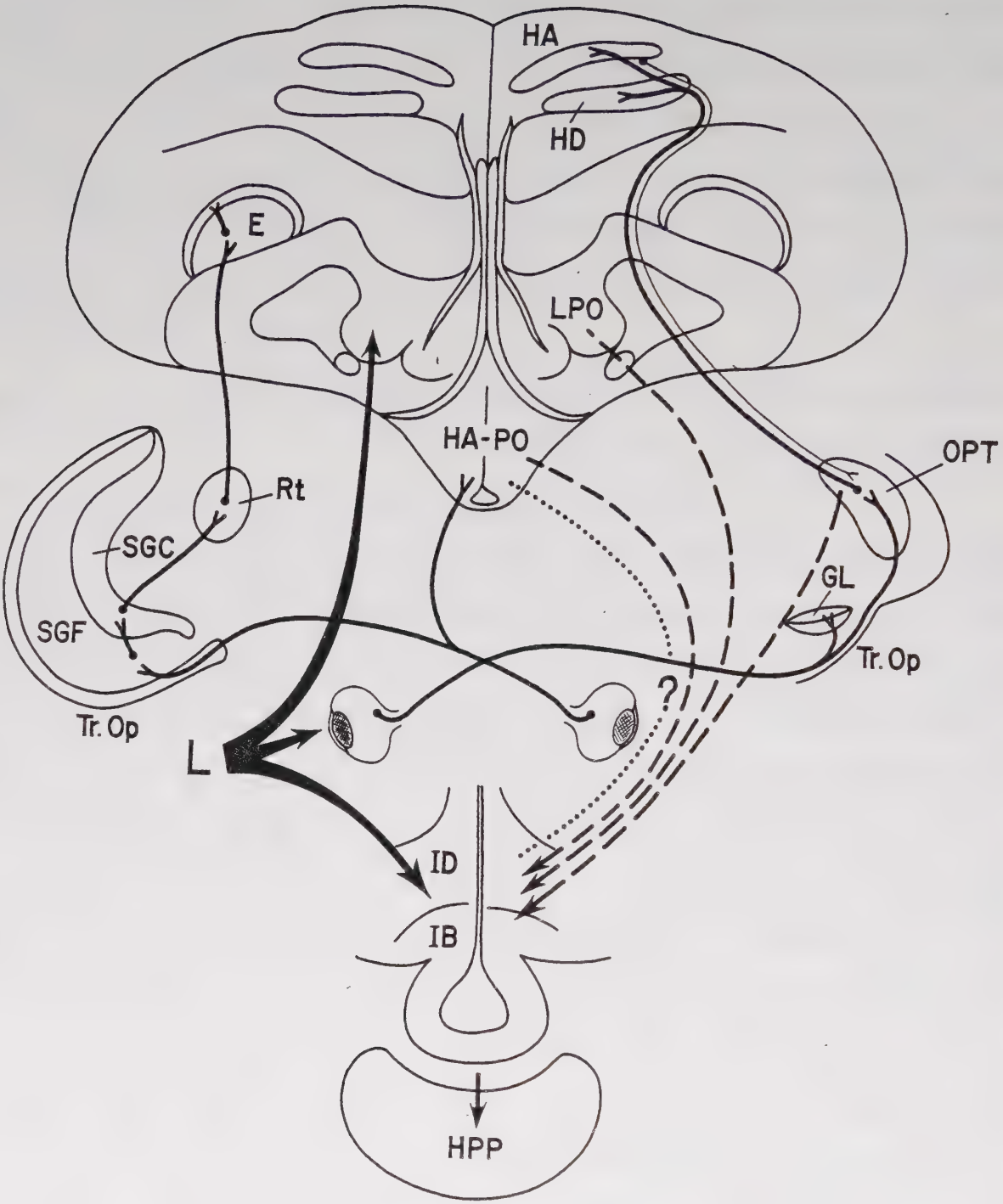
entraîner aucune lésion mécanique dans la partie dorsale de l'îlot hypothalamique ; la calotte de désafférentation doit être la plus vaste (la plus haute) possible pour ne pas risquer d'atteindre une partie du complexe infundibulaire. Il est vrai que dans ces conditions expérimentales, désafférentation de l'hypothalamus mais aussi hémisphérectomie ou même section bilatérale des nerfs optiques, la croissance testiculaire provoquée par l'éclairement est un peu moins forte que chez l'animal entier, ce qui peut être interprété comme la répercussion d'une carence gonadotrope spécifique ou bien d'une malnutrition initiale incomplètement compensée au cours des deux semaines post-opératoires.

L'introduction unilatérale de pastilles de matériau radioluminescent dans les régions à compétence gonadotrope permet de mieux distinguer entre CI et HA-PO. Comme il s'agit de sources lumineuses très ponctuelles et de très faible luminance, leur portée photoactivatrice ne peut être que très limitée. Lorsque c'est le CI qui reçoit l'implant radioluminescent, on observe deux semaines plus tard tous les signes d'une gonadostimulation aussi importante que dans le cas du RPS chez l'animal intact : masse testiculaire, testostéronémie et LH plasmatique. Cette mise en jeu directe des structures profondes permet d'ailleurs de retrouver un résultat déjà ancien puisqu'elles répondent non seulement aux longueurs d'onde supérieures du spectre visuel (620 nm) mais aussi à des longueurs d'onde plus basses (530 nm) alors que la rétine "végétative" ne répond qu'aux radiations orangé-rouge. La comparaison des réponses aux sources lumineuses verte et rouge placées dans le CI tend à attribuer une meilleure efficacité à la longueur d'onde la plus élevée, mais cela demande confirmation. D'autre part, il s'agit bien d'une réponse à la stimulation lumineuse profonde en soi et non d'un cumul de cette photostimulation localisée permanente et

de la photopériode courte (6L-18D) puisque l'activation gonadotrope a la même amplitude lorsque les cailles implantées sont placées à l'obscurité permanente. La conclusion que l'on peut tirer de la mise en place de matériau radioluminescent dans l'aire HA-PO est toute différente. En effet, quelle que soit la longueur d'onde des radiations émises par l'implant, le système hypophyso-testiculaire ne manifeste jamais le moindre développement. De plus, le problème déjà évoqué plus haut se repose à nouveau puisque l'introduction d'une pastille radioluminescente dans le complexe infundibulaire désafférenté conserve son efficacité - les testicules se développent - alors même que les structures à compétence gonadotrope situées en avant de la désafférentation sont séparées de la chaîne neuroendocrinienne efférente.

D'autres arguments permettant de distinguer fonctionnellement entre les deux formations, CI et HA-PO, procèdent de l'analyse des signaux bioélectriques que l'on peut y enregistrer. En premier lieu, l'apparition de potentiels évoqués au flash dans le CI atteste que les messages optiques y parviennent mais leur latence est telle qu'il faut invoquer des connexions rétino-infundibulaires à vitesse de conduction lente et/ou polysynaptiques. Ces réponses qui sont liées à l'intégrité de la rétine sont également conditionnées par la photopériode, courte ou longue, mais le taux de testostérone circulant doit également être pris en considération.

L'activité multiunitaire infundibulaire de l'animal intact varie avec les informations lumineuses. Elle répond également aux stimulations photiques aiguës mais ces réponses tardives sont d'origine rétinienne puisque la section des nerfs optiques les fait disparaître. Par contre,les variations liées à l'éclairement chronique telles que la diminution de fréquence avec le passage de jours courts à jours longs ne semblent pas dépendre complètement du système optique périphérique puisqu'on les reproduit en partie lorsqu'un implant radioluminescent est placé dans le CI.


HA
HD
E
LPO
HA-PO
OPT
Rt
SGC
GL
SGF
Tr. Op
Tr. Op
?
L
ID
IB
HPP

Il pourrait donc s'agir d'une adaptation autonome des populations neuroniques explorées, répondant directement à la modification chronique de la photopériode ou à la photostimulation profonde. Quant à l'activité enregistrée dans la région HA-PO, elle présente des caractéristiques qui se rapprochent beaucoup plus de celle des structures optiques spécifiques comme le tectum.

Il nous paraît intéressant enfin de regrouper ces informations avec les données hodologiques qui sont en notre possession sous la forme figurée ci-contre :

La lumière (L) est captée par les photorécepteurs rétiniens et les messages optiques sont acheminés par le *tractus opticus* (Tr Op) au tectum (*stratum griseum et fibrosum superficiale* = SGF, *stratum griseum centrale* = SGC) et de là au *nucleus rotundus* (Rt). Ils parviennent également aux *nuclei optici principalis thalami dorsalis* (OPT : KARTEN et al., 1973). Les voies tectofuge et thalamofuge aboutissent à *l'ectostriatum* (E) et à *l'hyperstriatum accessorium* et *dorsale* (HA, HD). Les cellules ganglionnaires de la rétine projettent également sur la région HA-PO. Les informations optiques peuvent être répercutées sur le CI à partir des deux relais : HA-PO et OPT. La lumière peut également solliciter directement le CI et le lobe paraolfactif (LPO) qui projette à son tour sur le CI. Des circuits plus complexes pourraient d'ailleurs être envisagés, par exemple avec les fibres hyperstriato-thalamiques.

Restent évidemment bien des inconnues. Nous ne sommes pas en mesure de préciser la nature des interrelations entre les deux régions à compétence gonadotrope, HA-PO et CI. S'il est possible d'avancer qu'une photostimulation locale directe du CI, par implant luminescent, est suffisamment efficace pour compenser l'effet de la lésion antéro-préoptique, il faut,pour expliquer la réapparition après désafférentation de l'hypothalamus du RPS initialement bloqué par lésion

HA-PO, envisager la participation de formations inhibitrices dont la localisation et le rôle sont d'ailleurs inconnus. L'ouverture hodologique vers des régions télencéphaliques comme l'hippocampe, ou vers les systèmes épithalamiques (HERBUTÉ et BAYLÉ, 1977) est intéressante à cet égard. Par ailleurs, nous ne connaissons pas l'influence respective des différentes voies d'accès au complexe infundibulaire que nous avons définies. Nous nous tournons, là aussi, vers l'avenir.

R E S U M E

L'étude des mécanismes centraux du réflexe photosexuel a été entreprise chez la caille mâle (choisie en fonction de sa photosensibilité), par le biais de diverses approches expérimentales.

La photogonadostimulation est appréciée d'après le développement des testicules (dimensions et/ou poids) et les teneurs plasmatiques en testostérone et en LH (dosages radioimmunologiques).

La section des nerfs optiques ne supprime pas le réflexe photosexuel, ce qui montre que les photorécepteurs rétiniens ne sont pas seuls à intervenir. Il faut donc envisager une fonction photoréceptrice profonde. Celle-ci ne demande pas l'intégrité des structures encéphaliques puisque l'hémisphérectomie laisse subsister la réponse hypophyso-testiculaire à l'éclairement (18L-6D). Elle semble par contre se localiser au niveau de l'hypothalamus médian basal puisque le réflexe photosexuel peut encore s'exprimer après l'interruption de toutes ses afférences nerveuses pourvu que cette désafférentation ne s'accompagne pas de lésion mécanique de l'îlot infundibulaire.

La photoréactivité directe, à finalité gonadotrope paraît bien limitée au complexe infundibulaire puisque l'introduction d'une source lumineuse très ponctuelle (0,2 x 0,6 mm) et très faiblement luminescente (0,015 à 0,029 cd/m2) entraîne une forte activation gonadotrope chez l'animal maintenu en jours courts (18L-6D) ou à l'obscurité permanente (D - D). La seule condition réside dans la localisation infundibulaire de l'implant. La mise en place de matériau radioluminescent dans toute autre région hypothalamique ou préoptique n'a aucune efficacité gonadotrope. Cette photoréactivité des structures infundibulaires recouvre un spectre assez large puisqu'on

obtient des réponses positives avec des implants émettant des radiations vertes (530 nm) ou rouges (620 nm). Les longueurs d'onde plus élevées paraissent cependant légèrement plus efficaces que les premières.

La compétence gonadotrope, quant à elle, ne saurait être limitée au complexe infundibulaire. Il est vrai que des lésions électrolytiques bilatérales centrées stéréotaxiquement sur deux régions, la partie postérieure du noyau infundibulaire basal et la partie dorsale du complexe infundibulaire, suppriment toute mise en jeu gonadotrope photo-induite. Dans ce cas, on note un cumul des capacités photoréactionnelles et gonadotropes. Par contre, la lésion d'une autre région a un effet inhibiteur sur le réflexe photosexuel, il s'agit du complexe antéro-hypothalamique-préoptique, alors que l'on n'y relève aucune photoréactivité directe. L'exploration macro- et micro- électrophysiologique permet, dans une certaine mesure, de distinguer entre les deux formations précitées, infundibulaire et préoptique. Les réponses à la stimulation photique aiguë (flash) enregistrées dans la région antéro-préoptique s'apparentent à celles que l'on observe dans les relais optiques spécifiques, celui du *tectum opticum* par exemple, avec une forte bouffée d'activité multiunitaire initiale suivie par une longue période silencieuse. Ces réponses sont liées à l'intégrité de la voie optique rétinofuge puisqu'elles disparaissent après section bilatérale des nerfs optiques.

Dans le complexe infundibulaire, des stimulations par flash font apparaître des potentiels évoqués homogènes dont la latence est plus longue (2 fois) que celle des réponses recueillies au niveau du chiasma optique, mais plus courte que celle que l'on mesure dans les régions hypothalamiques dépourvues de compétence gonadotrope. Ces potentiels évoqués sont sensibles au régime photopériodique : ils apparaissent plus rapidement (12 ms) chez les animaux photostimulés que chez ceux qui ne le sont pas (14 ms), mais l'admi-

nistration d'androgène exogène à des cailles maintenues en jours courts reproduit ce résultat. L'activité multiunitaire infundibulaire est également perturbée par les stimulations photiques aiguës, sans que les tracés EEG hippocampiques ou néostriés soient altérés. Une hyperactivité notable survient,assez tardivement, après flash.

Dans les deux cas, macro- et micro- enregistrements, les réponses au flash s'estompent après section des nerfs optiques.

Le régime lumineux chronique influence l'activité multiunitaire infundibulaire basale. Qu'il s'agisse de la photopériode (18L-6D) ou d'implant radio-luminescent, la photostimulation chronique tend à faire diminuer l'activité multiunitaire. Elle s'accompagne également de la disparition des réponses évoquées par les stimulations photiques aiguës (flash). Les cellules photoréceptrices et les projections rétiniennes ne semblent pas jouer un rôle primordial ici puisque la photostimulation sélective profonde a des effets comparables à ceux de la photostimulation ambiante.

Nous en arrivons donc à la conception d'une dualité fonctionnelle reposant d'une part sur l'entité infundibulaire, d'autre part, sur l'entité antéro-préoptique. La première, douée de compétence gonadotrope est aussi directement photoréactionnelle. La seconde, également douée de compétence gonadotrope, n'est pas directement sensible aux radiations lumineuses mais peut constituer un organe cible pour les projections rétinofuges.

En effet, la microinjection de "horseradish peroxidase" (HRP) dans la région antéro-préoptique permet de visualiser les cellules d'origine des terminaisons des fibres optiques qui y ont été observées : il s'agit de cellules assez rares dispersées dans la couche ganglionnaire. A l'opposé, aucun marquage rétinien n'a pu être observé après introduction de l'enzyme dans le complexe infundibulaire. Par contre, dans ce cas, le transfert rétrograde de la HRP

permet de localiser l'origine de nombreuses projections infundibulaires : hippocampo-septale, paraolfactive, thalamique dorso-rostrale, suprachiasmatique et préoptique.

Ainsi, si nous voulons présenter un essai de synthèse de ces différentes informations, il nous faudra tenir compte de la dualité fonctionnelle préoptico-infundibulaire évoquée plus haut, même si certaines conditions expérimentales (désafférentations, lésions photostimulations localisées, et leur combinaisons) permettent de dissocier ces deux éléments. Mais il nous faudra également réinsérer les mécanismes phototransducteurs à finalité gonadotrope du système hypothalamo-préoptique dans une perspective d'ensemble s'appuyant sur le système limbique pour participer aux régulations neurovégétatives de l'organisme.

B I B L I O G R A P H I E

ADAMS, J.C. (1977). Technical considerations on the use of horseradish peroxidase as a neuronal marker. *Neuroscience*, 2, n° 1, 141-146.

ALCARAZ, M., GUZMAN-FLORES, C. , SALAS, M.and BEYER, C (1969). Effect of estrogen on the responsivity of hypothalamic and mesencephalic neurons in the female cat. *Brain Res.*, 15, 439-446.

ASCHOFF, J., KLOTTER, K. and WEVER, R (1965). Circadian vocabulary. *In "Circadian clocks". J. ASCHOFF ed.,North Holland, Amsterdam, pp. X-XIX.*

ASSENMACHER, I. (1957). Répercussions de lésions hypothalamiques sur le conditionnement génital du canard domestique. *C. R. Ac. Sci.*, 245,210-213.

ASSENMACHER, I. (1958). Recherches sur le contrôle hypothalamique de la fonction gonadotrope préhypophysaire chez le canard. *Arch. Anat. micr. Morphol. expér.*, 47, 447-572.

ASSENMACHER, I. et BENOIT, J. (1953). Répercussion de la section du tractus porto-tubéral hypophysaire sur la gonadostimulation par la lumière chez le canard domestique. *C. R. Acad. Sci.*, 236, 2002-2004.

ASSENMACHER, I. et BOISSIN, J. (1971). Régulations gonadotropes chez les Oiseaux. *In : Fonction gonadotrope et rapports hypothalamo-hypophysaires chez les animaux sauvages. MASSON, Paris, 209-224.*

ASSENMACHER, I., TIXIER-VIDAL, A. et ASTIER, H. (1965). Effets de la sous-alimentation et du jeûne sur la gonadostimulation du canard. *Ann. Endocrinol.*, 26, 1-25.

BARFIELD, R.J. (1965). Effects of preoptic lesions on the sexual behavior of male domestic fowl. *Amer. Zool.*, 5, 686-687.

BARFIELD, R.J. (1969). Activation of copulatory behavior by androgen implanted into preoptic area of male fowl. *Hormones Behav.*, 1, 37-52.

BARRACLOUGH, C.A. and CROSS, B.A. (1963). Unit activity of the cyclic female rat: effect of genital stimuli and progesterone. *J. Endocrin.*, 26, 339-359.

BAYLÉ, J.D. (1967). Répercussions sur la corticostéronémie de la destruction de l'éminence médiane combinée à l'hypophysectomie ou à l'autogreffe hypophysaire chez le canard. *C. R. Soc. Biol.*, 161, 2559-2562.

BAYLÉ, J.D. (1968a). Importance relative des principaux niveaux de commande des régulations neuroendocriniennes chez les Oiseaux. *Thèse Doctorat d'Etat, Montpellier, pp. 213, n° C.N.R.S. A02191.*

BAYLÉ, J.D. (1968b). Les systèmes optiques accessoires des Oiseaux et des Mammifères. *Deuxième Thèse : propositions données par la Faculté, Montpellier, pp. 25.*

BAYLÉ, J.D. (1970). Activité de l'adénohypophyse déconnectée chez les Oiseaux. *Neuroendocrinologie, ed. J. Benoit et C. Kordon. C.N.R.S. Paris, 927, 261-283.*

BAYLÉ, J.D., BOUILLÉ, C. et OLIVER, J. (1975). Répercussions de l'hémisphérectomie sur les réflexes neuroendocriniens chez les Oiseaux. *C.R. Acad. Sci. Paris, 281, 1501-1504.*

BAYLÉ, J.D., OLIVER, J. and HERBUTÉ, S. (1978). Photoreception and neuroendocrine mechanisms involved in the photosexuel reflex in birds. *XVII Intern. Ornithol. Congr. Berlin. p. 59.*

BAYLÉ, J.D., RAMADE, F. and OLIVER, J. (1974). Stereotaxic topography of the brain of the quail *(Coturnix coturnix japonica). J. Physiol., 68, 219-241.*

BECHER, H. (1953). Beitrag zum feineren Bau der Retina. *Verhdl. Anatom. Gesellsch. 51. Versamml. Mainz, 166-183.*

BECHER, H. (1954). Über ein vegetatives, zentral nervöses Kerngebiet in der Netzhaut des Menschen und der Saügetiere. *Acta Neuroveget., 8, 421-436.*

BECHER, H. (1956). Weitere Untersuchungen über den feineren Bau der Retina. *Anat. Anz., 102, 420.*

BEEBE, C.W. (1908). Preliminary report on an investigation of the seasonal changes of color in birds. *Am. Nat., 42, 34-42.*

BELUGOU, J.L. (1967). Etude de l'activité électrophysiologique des noyaux de relais somesthésiques pendant le sommeil. *Thèse de Médecine, Faculté de Médecine de Paris, pp. 72.*

BENOIT, J. (1934). Activation sexuelle obtenue chez le canard par l'éclairement artificiel pendant la période de repos génital. *C. R. Acad. Sci., 199, 1671-1673.*

BENOIT, J. (1935a). Rôle des yeux dans l'action stimulante de la lumière sur le développement testiculaire chez le canard (avec démonstrations). *C. R. Soc. Biol.*, *118*, 669.

BENOIT, J. (1935b). Stimulation par la lumière artificielle du développement testiculaire chez les canards aveuglés par section du nerf optique. *C. R. Soc. Biol.*, *120*, 133-136.

BENOIT, J. (1935c). Stimulation par la lumière artificielle du développement testiculaire chez les canards aveuglés par énucléation des globes oculaires. *C. R. Soc. Biol.*, *120*, 136-139.

BENOIT, J. (1935d). Hypophysectomie et éclairement artificiel chez le canard mâle. *C. R. Soc. Biol.*, *120*, 1326.

BENOIT, J. (1936a). Activation du fonctionnement hypophysaire par des radiations lumineuses chez le canard domestique. *Rev. Physiothérapie*, *2*, 86-94.

BENOIT, J. (1936b). Facteurs externes et internes de l'activité sexuelle. I. - Stimulation par la lumière de l'activité sexuelle chez le canard et la cane domestiques. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, *70*, 487-533.

BENOIT, J. (1937). Facteurs externes et internes de l'activité sexuelle. II. - Etude du mécanisme de la stimulation par la lumière de l'activité testiculaire chez le canard domestique. Rôle de l'hypophyse. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, *71*, 393-437.

BENOIT, J. (1938a). Action de divers éclairements localisés dans la région orbitaire sur la gonadostimulation chez le canard mâle impubère. Croissance testiculaire provoquée par l'éclairement direct de la région hypophysaire. *C. R. Soc. Biol.*, *127*, 909-914.

BENOIT, J. (1938b). Rôle des yeux et de la voie nerveuse oculo-hypophysaire dans la gonadostimulation par la lumière artificielle chez le canard domestique. *C. R. Soc. Biol.*, *129*, 231-234.

BENOIT, J. (1964). The role of the eye and of the hypothalamus in the photostimulation of gonads in the duck. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, *117*, 204-217.

BENOIT, J. (1970). Etude de l'action des radiations visibles sur la gonadostimulation et de leur pénétration intra-crânienne chez les Oiseaux et les Mammifères. *In : La photorégulation de la reproduction chez les Oiseaux et les Mammifères (J. Benoît et I. Assenmacher, eds) Coll. Intern., C.N.R.S., n° 172, p. 121-149.*

BENOIT, J. (1974). Rôle de l'oeil dans la gonadostimulation par la lumière chez les Oiseaux. *Ann. Biol.*, *13*, *187-195*.

BENOIT, J. et ASSENMACHER, I. (1952). Influence de lésions hautes et basses de l'infundibulum sur la gonadostimulation chez le canard domestique. *C. R. Acad. Sci.*, *235*, *1547-1548*.

BENOIT, J. et ASSENMACHER, I. (1953a). Action des facteurs externes et plus particulièrement du facteur lumineux sur l'activité sexuelle des Oiseaux. *Extr. 2° R. Endocr. Lgue Fr. Masson, Paris, 33-80.*

BENOIT, J. et ASSENMACHER, I. (1953b). Rôle des photorécepteurs superficiel et profond dans la gonadostimulation par la lumière chez les Oiseaux. *J. Physiol.*, *45*, *34-37*.

BENOIT, J. et ASSENMACHER, I. (1955). Le contrôle hypothalamique de l'activité préhypophysaire gonadotrope. *J. Physiol.* *47*, *427-567*.

BENOIT, J. and ASSENMACHER, I. (1959). The control by visible radiations of the gonadotropic activity of the duck hypophysis. *Rec. Prog. Horm. Res.*, *15*, *143-163*.

BENOIT, J., ASSENMACHER, I. et MANUEL , S. (1953a). Pénétration variable selon la longueur d'onde des radiations visibles jusqu'à l'hypothalamus et au rhinencephale, à travers la région orbitaire, chez le canard. *C. R. Acad. Sci.*, *235*, *1695*.

BENOIT, J., ASSENMACHER, I et MANUEL , S. (1953b). Pénétration des radiations visibles jusqu'à l'encéphale à travers la région orbitaire chez le canard. Sa mesure par un procédé photographique. *C. R. Soc. Biol.*, *147*, *40-44*.

BENOIT, J., ASSENMACHER, I. et WALTER, F. X. (1953c). Dissociation expérimentale des rôles des récepteurs superficiel et profond dans la gonadostimulation hypophysaire par la lumière chez le canard. *C. R. Soc. Biol.*, *147*, *186-191*.

BENOIT, J. et KEHL, R. (1939). Nouvelles recherches sur les voies nerveuses photoréceptrices et hypophysostimulantes chez le canard domestique. *C. R. Soc. Biol.*, *131*, *89-93*.

BENOIT, J. and OTT, L. (1944). External and internal factors in sexual activity. Effect of irradiation with different wave-lengths on the mechanisms of photostimulation of the hypophysis and on testicular growth in the immature duck. *Yale J. Biol. Med.*, *17*, *27-46*.

BENOIT, J., TAUC, L. et ASSENMACHER, I. (1954a). Mesure photoélectrique de la pénétration transorbitaire des radiations visibles jusqu'au cerveau chez le canard domestique. *C. R. Acad. Sci.*, *239*, *451-453*.

BENOIT, J., TAUC, L. et ASSENMACHER, I. (1954b). Nouveaux résultats de mesure photoélectrique de la pénétration de radiations lumineuses visibles jusqu'au cerveau, par le côté et le sommet de la tête, chez des canards blancs et pigmentés. *C. R. Acad. Sci.*, *239*, *508-510*.

BENOIT, J., WALTER, F.X. et ASSENMACHER, I. (1950). Contribution à l'étude du réflexe opto-hypophysaire gonadostimulant chez le canard soumis à des radiations lumineuses de diverses longueurs d'onde. *J. Physiol.*, *42*, *537-541*.

BEKESY, G. V., WEVER, E. G., RAHM, W. E. and RAMBO, J.H.T. (1961). A new method of perfusion for the fixation of tissues. *Laryngoscope (St-Louis)*, *71*, *1534-1547*.

BENSCH, Cl., BARBE, L., RODRIGUEZ, Fl. et FAURE, J.M.A. (1970). Observations sur l'ovulation provoquée chez la lapine par des stimulations électriques hypothalamiques. *Ann. Endocrinol.*, *31*, *557-566*.

BISSONNETTE, T.H. (1930). Studies on the sexual cycle in birds. I. - Sexual maturity, its modification and possible control in the European starling (*Sturnus vulgaris*). Général Statement. *Amer. J. Anat.*, *45*, *289-305*.

BLUMKE, S. (1961). Vergleichend experimentelle - morphologische Untersuchungen zur Frage einer retino-hypothalamischen Bahn bei Huhn, Meerschweinchen und Katze. *Z. mikr. anat. Forsch.*, *67*, *459-513*.

BOER, K. and NOLTON, J.W.L. (1977). Paraventricular unit activity during labour in the rat : absence of silent cells and increase in continuously firing cells. *J. Endocr.*, *72*, *70-71*.

BOGACZ, J. and WILSON, E. (1969). Visual evoked potentials at hypothalamic and tegmental areas of the upper brain-stem. *Electroenceph. Clin. Neurophysiol.*, *26*, *288-295*.

BONS, N. (1974). Mise en évidence au microscope électronique, de terminaisons nerveuses d'origine rétinienne dans l'hypothalamus antérieur du canard. *C. R. Acad. Sci.*, *278*, *319-321*.

BONS, N. (1976). Retinohypothalamic pathway in the duck (*Anas platyrhynchos*). *Cell. Tiss. Res.*, *168*, *343-360*.

BONS, N. et ASSENMACHER, I. (1969). Présence de fibres rétiniennes dégénérées dans la région hypothalamique supra-optique du canard après section d'un nerf optique. *C. R. Acad. Sci.*, *269*, *1535-1538*.

BONS, N. et ASSENMACHER, I. (1973). Nouvelles recherches sur la voie nerveuse rétino-hypothalamique chez les Oiseaux. *C. R. Acad. Sci.*, *277*, *2529-2532*.

BONS, N., JALLAGEAS, M. et ASSENMACHER, I. (1975). Influence des photorécepteurs rétiniens et extra-rétiniens dans la stimulation testiculaire de la caille par les "jours longs". *J. Physiol.*, *71*, *265-266A*.

BONS, N., KERDELHUÉ, B. et ASSENMACHER, I. (1977). Présence de neurones élaborateurs de LH-RH dans l'hypothalamus du canard *(Anas platyrhynchos)*. *C. R. Acad. Sci.*, *285*, *1327-1330*.

BONS, N., KERDELHUÉ, B. et ASSENMACHER, I. (1978). Mise en évidence d'un deuxième système neurosécrétoire à LH-RH dans l'hypothalamus du canard. *C. R. Acad. Sci.*, *287*, *145-148*.

BOUILLÉ, C. (1978). Influences modulatrices du système nerveux central sur le fonctionnement basal et aigu de l'axe hypophyso-surrénalien chez le pigeon. *Thèse Doctorat d'Etat, Montpellier, pp. 170*.

BOUILLÉ, C. and BAYLÉ, J.D. (1973). Experimental studies on the adrenocorticotropic area in the pigeon hypothalamus. *Neuroendocrinology*, *11*, *73-91*.

BOUILLÉ, C., RAYMOND, J. and BAYLÉ, J.D. (1977). Retrograde transport of horseradish peroxidase from the nuclei posterior medialis hypothalami to the hippocampus and medial septum in the pigeon. *Neuroscience*, *2*, *435-439*.

BROWN, N.L., BAYLÉ, J.D., SCANES, C.G. and FOLLETT, B.K. (1975). Chicken gonadotrophins : their effect on the testes of immature and hypophysectomized quail. *Cell. Tiss. Res.*, *156*, *499-520*.

BRUNELLI, M., MAGNI, F., MORUZZI, G. and MUSUMECI, D. (1974). Effects of pontine stimulations on sleep and waking behaviors of the pigeon. *In : O. PETRE-QUADENS and J.K. SCHLAG (eds), Basic sleep mechanisms, Academic Press N.Y., 33-49*.

BURGER, J.W. (1948). The relation of external temperature to spermatogenesis in the male starling. *J. exp. Zool.*, *109*, *259-266*.

CENI, C. (1922). Der Einfluss der Sehkraft auf die Funktion des Hodens und auf die aüsseren Geschlechtscharaktere. *Arch. f. Entw. Mech.*, *51*, *507*.

CHAN, K.B.M. and LOFTS, B. (1974). The testicular cycle and androgen biosynthesis in the tree sparrow, *Passer montanus saturatus*. *J. Zool.*, *172*, *47-66*.

CLARK, W. E. Le GROS. (1938). Morphological aspects of the hypothalamus. *In CLARK, W.E. Le G., BEATTIE, J., RIDDOCH, G. and DOTT, N. M. (eds) : The hypothalamus, Edinburgh, Oliver and Boyd, p. 1.*

COLE, L.J. (1933). The relation of light periodicity to the reproductive cycle, migration, and distribution of the mourning dove. *The Auk.*, *50*, *284-296*.

COWAN, W. M., ADAMSON, L. and POWELL, T.P.S. (1961). An experimental study of the avian visual system. *J. Anat.*, *95*, *545-563*.

CROSS, B.A. and GREEN, J.D. (1959). Activity of single neurons in the hypothalamus. Effect of osmotic and other stimuli. *J. Physiol.*, *148*, *554-569*.

CROSS, B.A. and SILVER, A. (1966). Electrophysiological studies on the hypothalamus. *Brit. Med. Bull.*, *22*, *254-260*.

CROSS, B.A. and DYER, R.G. (1970). Characterization of unit activity in hypothalamic islands with special reference to hormone effects. *In "The Hypothalamus". Martini, Motta and Fraschini (eds). Acad. Press, N.Y. 115-122.*

DAFNY, N. and FELDMAN, S. (1970). Unit responses and convergence of sensory stimuli in the hypothalamus. *Brain Res.*, *17*, *243-257*.

DAVIDSON, J.M. (1966). Activation of the male rat's sexual behavior by intracerebral implantation of androgen. *Endocrinology*, *79*, *783-794*.

DAVIDSON, J.M. (1969). Feedback control of gonadotropin secretion. *In : W.F. GANONG and L. MARTINI (eds), Frontiers in Neuroendocrinology, Oxford Univ. Press., 343-388.*

DAVIES, D.T., BAYLE, J.D., BICKNELL, R.J. and ASHTON, S.A. (1976). The half-life of luteinizing hormone in intact and castrated quail during photoperiodic stimulation. *Endocrine Research Communication 3, 243-256.*

DAVIES, D.T. and FOLLETT, B.K. (1974a). Hypothalamic deafferentation in *Coturnix* quail and its blockade of photoperiodically induced testicular development. *Gen. comp. Endocr.*, *22*, *359*.

DAVIES, D.T. and FOLLETT, B.K. (1974b). Changes in plasma luteinizing hormone in the Japanese quail after electrical stimulation of the hypothalamus. *J. Endocr.*, *63*, 31-32.

DAVIES, D.T. and FOLLETT, B.K. (1975a). The neuroendocrine control of gonadotrophin release in the Japanese quail. I. - The role of the tuberal hypothalamus. *Proc. R. Soc.*, *191*, 285-301.

DAVIES, D.T. and FOLLETT, B.K. (1975b). The neuroendocrine control of gonadotrophin release in the Japanese quail. II. - The role of the anterior hypothalamus. *Proc. R. Soc.*, *191*, 303-315.

DAVIES, D.T. and FOLLETT, B.K. (1975c). Electrical stimulation of the hypothalamus and luteinizing hormone secretion in Japanese quail. *J. Endocr.*, *67*, 431-438.

DUFY, B. (1973). Activité unitaire des neurones de l'hypothalamus concernés par la régulation gonadotrope. *Thèse Sciences, Université Paris VI, pp. 186, n° C.N.R.S. A.O.8598.*

DYER, R.G., ELLENDORFF, F. and Mc LEOD, N.K. (1975). Electrophysiology of endocrine sex. *J. Physiol.*, *254*, 18-19.

DYER, R.G., Mc LEOD, N.K. and ELLENDORFF, F. (1976). Electrophysiological evidence for sexual dimorphism and synaptic convergence in the preoptic and anterior hypothalamic areas of the rat. *Proc. Roy. Soc.*, *193*, 421-440.

EGGE, A.S. and CHIASSON, R.B. (1963). Endocrine effects of diencephalic lesions in the white Leghorn hen. *Gen. comp. Endocr.*, *3*, 346-361.

ENGELS, W.L. and JENNER, C.E. (1956). The effects of temperature on testicular recrudescence in juncos at different photoperiods. *Biol. Bull.*, *110*, 129-137.

EVERETT, J.W. and RADFORD, H.M. (1961). Irritative deposits from stainless steel electrodes in the preoptic rat brain causing release of pituitary gonadotropin. *Proc. Soc. exptl. Biol. Med.*, *108*, 604-609.

FARNER, D.S. and MEWALDT, L.R. (1952). The relative roles of photoperiod and temperature in gonadal recrudescence in male *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *Anat. Rec.*, *113*, 612.

FAURE, J.M.A. et VINCENT, J.D. (1973). Approche électrophysiologique de la fonction gonadotrope de l'hypothalamus. *Arch. ital. Biol.*, *111*, 668-697.

FAURE, J.M.A., VINCENT, J.D., DUFY, B. et BENSCH, C.(1969). Influence des hormones périphériques sur les activités unitaires neuroniques de l'hypothalamus. *Colloque de Neuroendocrinologie, J. Benoit et C. Kordon, eds, C.N.R.S., Paris, 427-440.*

FERRIER, D. (1876). "The Functions of the Brain", *XV + 323 pp. Smith Elder, London.*

FLEMING, D.G. (1957). A constant current apparatus for the production of electrolytic lesions. *E.E.G. Clin. Neurophysiol., 9, 551-554.*

FOLLETT, B.K. (1967). Discussion. *In : La Photorégulation de la reproduction chez les Oiseaux et les Mammifères, Colloque intern. C.N.R.S. n° 172 , p. 164 (J. Benoit et I. Assenmacher, eds).*

FOLLETT, B.K. (1976). Plasma follicle stimulating hormone during photoperiodically induced sexual maturation in male Japanese quail. *J. Endocrinol., 69, 117-126.*

FOLLETT, B.K. and DAVIES, D.T. (1975). Photoperiodicity and the neuroendocrine control of reproduction in birds. *In : Avian Physiology, M. PEAKER, ed., Symp. Zool. Soc. Lond., 35, 199-224.*

FOLLETT, B.K., DAVIES, D.T. and MAGEE, V. (1975a). The rate of testicular development in Japanese quail *(Coturnix coturnix japonica)* following stimulation of the extraretinal photoreceptor. *Experientia, 31, 48-50.*

FOLLETT, B.K. and FARNER, D.S. (1966). The effects of daily photoperiod on gonadal growth, neurohypophysial hormone content, and neurosecretion in the hypothalamo-hypophysial system of the Japanese quail *(Coturnix coturnix japonica). Gen. comp. Endocr., 7, 111-124.*

FOLLETT, B.K., FARNER, D.S. and MATTOCKS, P.W. (1975b). Luteinizing hormone in the plasma of white-crowned sparrows *(Zonotrichia leucophrys gambelii)* during artificial photostimulation. *Gen. comp. Endocrinol., 26, 126-134.*

FOLLETT, B.K., SCANES, C.G. and CUNNINGHAM, F.J. (1972). A radioimmunoassay for avian luteinizing hormone. *J. Endocrinol., 52, 359-378.*

FOX, C.A. and EICHMANN, J. (1959). A rapid method for locating intracerebral electrode tracks. *Stain Technol., 34, 39-42.*

FRAPS, R.M. (1955). Egg production and fertility in poultry. *In : J. Hammond (ed.) : Progress in the Physiology of Farm Animals. Butterworth, London, vol., 2, 661-740.*

FRAPS, R.M. (1961). Ovulation in the domestic fowl. *In C.A. Villee (ed.)Control of ovulation. Pergamon Press, Oxford, 133-162.*

FREHN, J.L. and LIU, C.C. (1970). Effects of temperature, photoperiod and hibernation on the testes of golden hamsters. *J. exp. Zool., 174, 317-324.*

FREUND-MERCIER, M.J. and RICHARD, Ph. (1977). Spontaneous and reflex activity of paraventricular nucleus units in cycling and lactating rats. *Brain Res., 130, 505-520.*

GALLO, R.V. (1973). Electrical correlates of gonadal regulation. *Excerpta Med. Int. Congr. Series, 273, 87-92.*

GANONG, W.F. (1969). Brain-endocrine interrelations : an overview. *Math. Biosci., Suppl. 1, 256-279.*

GARNIER, D.H. and ATTAL, J. (1970). Variations de la testostérone du plasma testiculaire et des cellules interstitielles chez le canard Pékin au cours du cycle annuel. *C.R. Acad. Sci., 270, 2472-2475.*

GERSTEIN, G.L. and KIANG, N.Y.S. (1960). An approach to the quantitive analysis of electrophysiological data from single neurons. *Biophys. J., 1, 15-28.*

GIBSON, W.R., FOLLETT, B.K. and GLEDHILL, B. (1975). Plasma levels of luteinizing hormone in gonadectomized Japanese quail exposed to short or to long daylengths. *J. Endocrinol., 64, 87-101.*

GOGAN, F. (1968). Sensibilité hypothalamique à la testostérone chez le canard. *Gen. comp. Endocrinol., 11, 316-327.*

GOGAN, F. (1970). Rôle de la rétroaction par la testostérone dans la régulation de la fonction gonadotrope du canard mâle. *Thèse Doctorat d'Etat, n° C.N.R.S., A.O.4278, Paris, pp. 81.*

GOGAN, F., KORDON, C. et BENOIT, J. (1963). Retentissement de lésions de l'éminence médiane sur la gonadostimulation du canard. *C.R. Soc. Biol., 157, 2133-2136.*

GRABER, J.W., FRANKEL, A.I. and NALBANDOV, A.V. (1967). Hypothalamic center influencing the release of LH in the cockerel. *Gen. comp. Endocr., 9, 187-192.*

GRAHAM, R.C. Jr. and KARNOVSKY, M.J. (1966). The early stages of absorption of injected horseradish peroxidase in the proximal tubules of mouse kidney : ultrastructural cytochemistry by a new technique. *J. Histochem. Cytochem., 14, 291-302.*

GRANDIS, V. (1889). La spermatogénèse durant l'inanition. *Arch. Ital. Biol.*, *12*, 215-222.

GWINNER, E., TUREK, F.W. and SMITH, S.D. (1971). Extraocular light perception in photoperiodic responses of the white-crowned sparrow *(Zonotrichia leucophrys)* and of the golden-crowned sparrow *(Z. atricapilla)*. *Z. vergl. Physiol.*, *75*, 323-331.

HAASE, E., SHARP, P.I. and PAULKE, E. (1975). Seasonal changes in plasma LH levels in domestic ducks. *J. Reprod. Fertil.*, *44*, 591-594.

HALÁSZ, B. and PUPP, L. (1965). Hormone secretion of the anterior pituitary gland after physical interruption of all nervous pathways to the hypophysiotropic area. *Endocrinology*, *77*, 553-562.

HARRISON, P.C. (1972). Extraretinal photocontrol of reproductive responses of Leghorn hens to photoperiods of different length and spectrum. *Poultry Sci.*, *51*, 2060-2064.

HARTWIG, H.G. (1974). Electron microscopic evidence for a retino-hypothalamic projection to the suprachiasmatic nucleus of *Passer domesticus*. *Cell. Tiss. Res.*, *153*, 89-99.

HARTWIG, H.G. (1975). Neurobiologische Studieir an photoneuroendokrinen Systemen, pp. 259. *Habilitionsschrift, Bereich Humanmedizin, Justus Liebig- Universität, Giessen.*

HERBUTÉ, S. and BAYLÉ, J.D.(1977). Suppression of pineal multiunit responses to flash after habenular lesions in quail. *Amer. J. Physiol.*, *233*, E293-E297.

HERKENHAM, M. and NAUTA, W.J.H. (1977). Afferent connections of the habenular nuclei in the rat. A horseradish peroxydase study, with a note on the fiber-of-passage problem. *J. Comp. Neur.*, *173*, 123-146.

HERNANDEZ-PEON, R., GUZMAN-FLORES, C., ALCARAZ, M. and FERNANDEZ-GUARDIOLA, A. (1956). Photic potentials in the visual pathway during "attention" and photic "habituation". *Federation Proc.*, *15*, 91-92.

HESS, W.R. (1932). "Beiträge zur Physiologie des Hirnstammes. Vol. I. Die Methodik der localisierten Reizung und Ausschaltung subkortikaler Hirnabschmitte". *Thierne, Leipzig.*

HOMMA, K. and SAKAKIBARA, Y. (1971). Encephalic photoreceptors and their significance in photoperiodic control of sexual activity in Japanese quail. *In : Biochronometry (M. Menaker, ed.) Washington, D.C. : National Academy of Sciences*, 333-341.

HOMMA, K., SAKAKIBARA, Y. and OHTA, Y. (1977). Potential sites and action spectra for encephalic photoreception in the Japanese quail. *In : First International Symposium on Avian Endocrinology, Calcutta, 1977 (B.K. Follett, ed.), 25-26.*

HOMMA, K., WILSON, W.O. and SIOPES, T.D. (1972). Eyes have a role in photoperiodic control of sexual activity of *Coturnix. Science, 178, 421-423.*

IVANOVA, S. (1935). Über den Mechanisms der Wirkung von Licht auf die Hoden der Vögel *(Passer domesticus). Naunyn - Schmiedebergs Arch. exp. Path. Pharmak, 179, 21-29.*

JACOT, M. (1970). Etude comparée des destructions électrolytiques sous-corticales produites par courant continu et alternatif. *D.E.A. de Physiol. Animale, Montpellier, 1970.*

JALLAGEAS, M. (1975). Interactions réciproques testo-thyroïdiennes chez le canard mâle. Incidences sur les cycles endocriniens annuels. *Thèse Doctorat d'Etat Montpellier pp. 146, n° C.N.R.S. A.O.10965.*

JALLAGEAS, M. et ASSENMACHER, I. (1970). Testostéronémie du canard photostimulé ou soumis à des injections répétées de testostérone. *C.R. Soc. Biol.,164, 2338-2341.*

JALLAGEAS, M., ASSENMACHER, I. and FOLLETT, B.K. (1974). Testosterone secretion and plasma luteinizing hormone concentration during a sexual cycle in the Pekin duck, and after thyroxine treatment. *Gen. comp. Endocrinol., 23, 472-475.*

JALLAGEAS, M. et ATTAL, J. (1968). Dosage par chromatographie en phase gazeuse de la testostérone plasmatique non conjuguée chez le canard, la caille, le pigeon. *C.R. Acad. Sci., 267, 341-343.*

JALLAGEAS, M., TAMISIER, A., DERVIEUX, A. et ASSENMACHER, I. (1976). Etude comparée du cycle sexuel chez le canard domestique et la sarcelle d'hiver *(Anas crecca). Bull. Soc. Ecophysiol.,1, 52-53.*

KAPPERS, C.U. Arïens (1936). *In, C.U. Arïens Kappers, C. G. Huber and E. C. Crosby (eds). The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates including man, vol. 2, Mac Millan, New-York, 1936, 1401-1455.*

KARNOVSKY, M.J. (1965). A formaldehyde glutaraldehyde fixative of high osmolarity for use in electron microscopy. *J. Cell. Biol., 27, 137A-138A.*

KARTEN, H.J. (1969). The organization of the avian telencephalon and some speculations on the phylogeny of the amniote telencephalon. *Ann. N.Y. Acad. Sci.,167, 164-179.*

KARTEN, H.J. and HODOS, W. (1967). A stereotaxic Atlas of the brain of the pigeon *(Columba livia), The Johns Hopkins Press, Baltimore.*

KARTEN, H.J., HODOS, W., NAUTA, W.J.H. and REVZIN, A.M. (1973). Neural connections of the "visual wulst" of the avian telencephalon. Experimental studies in the pigeon *(Columba livia)* and owl *(Speotyto cunicularia). J. Comp. Neur., 150, 253-278.*

KARTEN, H.J. and NAUTA, W.J.H. (1968). Organization of retinothalamic projections in the pigeon and owl. *Anat. Rec., 160, 373.*

KATO, M., KATO, Y. and OISHI, T. (1967). Radioluminous paints as activator of photoreceptor system studied with swallow-tail butterfly and quail. *Proc. Jap. Acad., 43, 220-223.*

KATO, M. and KONISHI, T. (1968). The effect of light and temperature on the testicular growth of the Japanese quail. *Poult. Sci., 47, 1052-1056.*

KEEFER, D.A. (1978). Horseradish peroxidase as a retrogradely transported detailed dendritic marker. *Brain Res., 140, 15-32.*

KERLAN, J.T. and JAFFE, R.B. (1974). Plasma testosterone levels during the testicular cycle of the redwinged blackbird *(Agelaius phoenicens). Gen. comp. Endocr., 22, 428-432.*

KIM, C.C. and STRICK, P.L. (1976). Critical factors involved in the demonstration of horseradish peroxidase retrograde transport. *Brain Res., 103, 356-361.*

KIRKPATRIK, C.M. and LEOPOLD, A.C. (1952). The role of darkness in sexual activity of the quail. *Science, 116, 280-281.*

KIRSCHBAUM, A. (1933). Experimental modification of the seasonal sexual cycle of the English sparrow, *Passer domesticus. Anat. Rec., 57, 62.*

KLÜVER, H. and BARRERA, E. (1953). A method for the combined staining of cells and fibers in the nervous system. *J. Neuropath. exp. Neurol., 12, 400-403.*

KORDON, C. et GOGAN, F. (1970). Interaction du feed-back et de la photostimulation dans les régulations gonadotropes chez les Mammifères et les Oiseaux. *In : La photorégulation de la reproduction chez les Oiseaux et les Mammifères (J. Benoit et I. Assenmacher, eds), C.N.R.S., n° 172, Paris, 325-350.*

KRABBE, K.H. (1957). Sur une formation singulière du cerveau d'un embryon de Kiwi *(Apteryx mantelli)*. *L'encéphale*, *5-6*, 612-622.

KRISTENSSON, K. and OLSSON, Y. (1974). Retrograde transport of HRP in transected axons. I. - Time relationships between transport and induction of chromatolysis. *Brain Res.* *79*, 101-109

KRISTENSSON, K., OLSSON, Y. and SJÖSTRAND, J. (1971). Axonal uptake and retrograd transport of exogenous proteins in the hypoglossal nerve. *Brain Res.* *32*, 399-406.

KUBO, K., GORSKI, R.A. and KAWAKAMI, M. (1975). Effects of estrogen on neuronal excitability in the hippocampal-septal-hypothalamus system. *Neuroendocrinology*, *18*, 176-191.

KUENZEL, W.J. (1974). Multiple effects of ventromedial hypothalamic lesions in the white-throated sparrow, *Zonotrichia albicollis*. *J. comp. Physiol.*, *90*, 169-182.

KUHLENBECK, H. (1937). The ontogenic development of the diencephalic centers in a bird's brain (chick) and comparison with the reptilian and mammalian diencephalon. *J. comp. Neurol.*, *66*, 23.

LA VAIL, J. H. and LA VAIL, M.M. (1972). Retrograde axonal transport in the central nervous system. *Science*, *176*, 1416-1417.

LA VAIL, J.H. and LA VAIL, M.M. (1974). The retrograde intraaxonal transport of horseradish peroxidase in the chick visual system : A light an electron microscopie study. *J. Comp. Neurol.*,*157*, 303-358.

LINCOLN, D.W. and CROSS, B.A. (1967). Effect of estrogen on the responsiveness of neurones in the hypothalamus , septum and preoptic area of rats with light-induced persistent estrus. *J. Endocrin.*, *37*, 191-203.

LISON, L. (1958). Statistique appliquée à la biologie expérimentale. *GAUTHIERS-VILLARS ed., pp. 346.*

Mc MILLAN, J.P., UNDERWOOD, H.A., ELLIOTT, J.A., STETSON, M.H. and MENAKER, M. (1975). Extraretinal light perception in the sparrow. IV. Further evidence that the eyes do not participate in photo-periodic photoreception. *J. comp. Physiol.*, *97*, 205-213.

MALMGREN, L. and OLSSON, Y. (1978). A sensitive method for histochemical demonstration of horseradish peroxidase in neurons following retrograde axonal transport. *Brain Res.* *148*, 279-294.

MANDELBROD, I. and FELDMAN, S. (1972). Effects of sensory and hippocampal stimulation on unit activity in the median eminence of the rat hypothalamus. *Physiol. Behav.*, *9*, 565-572.

MARSHALL, F.H.A. (1932). Light as a factor in sexual periodicity. *Nature*, *129*, 344-361.

MASSOPUST, L.C. Jr. and DAIGLE, H.J. (1961). Hypothalamic and antero-ventral mesencephalic photic responses in the cat. *Exptl. Neurol.*, *3*, 476-486.

MATHER, F.B. and WILSON, W.O. (1964). Postnatal testicular development in Japanese quail. *(Coturnix coturnix japonica)*. *Poultry Sci.*, *43*, 860-864.

MEIER, R.E. (1973). Autoradiographic evidence for a direct retino-hypothalamic projection in the avian brain. *Brain Res.*, *53*, 417-421.

MENAKER, M. (1968). Extraretinal light perception in the sparrow. I. Entrainment of the biological clock. *Proc. Nat. Acad. Sci. Wash.*, *59*, 414-421.

MENAKER, M. (1969). Photoperiodically significant extra-retinal light perception. *Seminar on hypothalamic and endocrine functions in birds, Tokyo*, 55.

MENAKER, M. (1972). Non visual light reception. Light sensitive structures in the brain regulate an animal's biological rhythm. *Scientific American*, *226*, n° 3, 22-29.

MENAKER, M. and KEATTS, H. (1968). Extraretinal light perception in the sparrow. II. Photoperiodic stimulation of testis growth. *Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.)*, *60*, 146-151.

MENAKER, M., ROBERTS, R., ELLIOTT, J. and UNDERWOOD, H. (1970). Extraretinal light perception in the sparrow. III. Eyes do not participate in photoperiodic photoreception. *Proc. Nat. Acad. Sci. Wash.*, *67*, 320-325.

MILBY, T.T. and THOMPSON, R.B. (1942). The effect of artificial light on reproduction in poultry, with special reference to turkey. *Proc. Oklahoma Acad. Sci.*, *22*, 41-44.

MOSS, R.L. and LAW, O.T. (1971). The estrous cycle : its influence on single unit activity in the forebrain. *Brain Res.*, *30*, 435-438.

NAGLER, J., CONFORTI, N. and FELDMANN, S. (1973). Alterations produced by cortisol in the spontaneous activity and responsiveness to sensory stimuli of single cells in the tuberal hypothalamus of the rat. *Neuroendocrinology*, *12*, 52-66.

NAUTA, W.J.H., PRITZ, M.B. and LASEK, R.J. (1974). Afferents to the rat caudoputamen studied with horseradish peroxidase. An evaluation of retrograde neuroanatomical research method. *Brain Res.*, *67*, 219-238.

NICHOLLS, T.J. (1974). Changes in plasma LH levels during a photoperiodically controlled reproductive cycle in the canary *(Serinus canarius)*. *Gen. comp. Endocrinol.*, *24*, 442-445.

NICHOLLS, T.J., SCANES, C.G. and FOLLETT, B.K. (1973). Plasma and pituitary luteinizing hormone in Japanese quail during photoperiodically induced gonadal growth and regression. *Gen. comp. Endocrinol.*, *21*, 84-98.

OEHMKE, H.J., PRIEDKALNS, J.,VAUPEL-VON HARNACK, M. et OKSCHE, A. (1969). Fluoreszenz-und elektronen mikroskopische Untersuchungen am Zwischenbirn - hypophysensystem von *Passer domesticus*. *Z. Zellforsch.*, *95*, 109-133.

OISHI, T. and KONISHI, T. (1978). Effects of photoperiod and temperature on testicular and thyroid activity of the Japanese quail. *Gen. comp. Endocrinol.*, *36*, 250-254.

OISHI, T., KONISHI, T. and KATO, M. (1966). Investigation on photoreceptory mechanism to control the gonadal development in Japanese quail. *Environ. cont. Biol.*, *3*, 87-90.

OISHI, T. and LAUBER, J.K. (1973). Photoreception in the photosexual response of quail. I. Site of photoreceptor. *Amer. J. Physiol.*, *225*, 155-158.

OKSCHE, A. (1970). Retino-hypothalamic pathways in mammals and birds. *In J. Benoit and I. Assenmacher, eds. La photorégulation de la reproduction chez les Oiseaux et les Mammifères, C.N.R.S., Paris, n° 172, 151-161.*

OKSCHE, A. (1973). Discussion to FOLLETT, B.K. *In : Breeding biology of birds. D.S. FARNER, ed, Nat. Acad. Sci. Wash., 249-255.*

OKSCHE, A. (1978). Evolution, differentiation and organization of hypothalamic systems controlling reproduction : Neurobiological concepts. *In : D.E. Scott et al., eds, Brain-endocrine interaction III. Neural hormones and reproduction, Karger, Basel, 1-15.*

OKSCHE, A. and FARNER, D.S. (1974). Neurohistological studies of the hypothalamo-hypophysial system of *Zonotrichia leucophrys gambelii* (Aves Passeriformes). With special attention to its role in the control of reproduction. *Adv. Anat. Embryol. Cell. Biol.*, *48*, 4, 1-136.

OKSCHE, A. and HARTWIG, G.H.G. (1975). Photoneuroendocrine systems and the third ventricle. *In : (K.M. Knigge, D.E. Scott, H. Kobayashi and S. Ishii, eds), Brain-endocrine interaction II. The ventricular system in neuroendocrine mechanisms. Karger, Basel, 40-53.*

OLIVER, J. (1970). Application des techniques électrophysiologiques à l'étude du contrôle hypothalamo-gonadotrope chez la caille. *D.E.A., Physiologie Animale, Montpellier, 1970.*

OLIVER, J. (1972). Etude expérimentale des structures hypothalamiques impliquées dans le réflexe photo-sexuel. *Thèse Doctorat de Spécialité, Montpellier, pp. 68.*

OLIVER, J. et BAYLÉ, J.D. (1972). Exploration de l'hypothalamus à compétence gonadotrope par l'enregistrement des potentiels évoqués optiques chez la caille. *J. Physiol., 65, 463A.*

OLIVER, J. and BAYLÉ, J.D. (1973). Photically evoked potentials in the gonadotropic areas of the quail hypothalamus. *Brain Res., 64, 103-121.*

OLIVER, J. and BAYLÉ, J.D. (1975a). Multiple unit activity patterns of neuronal populations in gonadotropic areas of the quail hypothalamus : Spontaneous and photically-induced firing. *Neuroendocrinology, 17, 175-188.*

OLIVER, J. and BAYLÉ, J.D. (1975b). Spontaneous and flash-induced multiple unit activity in the hypothalamic gonadotropic areas : Effects of photoperiod and of optic nerve section in quail. *Journal of Neuroscience Research, 1, 475-484.*

OLIVER, J. et BAYLÉ, J.D. (1976a). Etude de la réponse testiculaire à la photostimulation sélective de l'hypothalamus basal ou de la région préoptique chez la caille. *C. R. Acad. Sci., 282, 571-574.*

OLIVER, J. and BAYLÉ, J.D. (1976b). The involvement of the preoptic-suprachiasmatic region in the photosexual reflex in quail : Effects of selective lesions and photic stimulation. *J. Physiol., 72, 627-637.*

OLIVER, J. et BAYLÉ, J.D. (1976c). Réponse testiculaire à l'implantation de peinture radioluminescente (PRL) dans l'hypothalamus de la caille. *J. Physiol., 72, 50A.*

OLIVER, J. and BAYLÉ, J.D. (1976d). Effects of local illumination of the hypothalamus on spontaneous and flash-induced multiunit activity recorded from the gonadotropic hypothalamic areas in quail. *Journal of Neuroscience Research, 2, 449-456.*

OLIVER, J. et BAYLÉ, J.D. (1976e). Réponses testiculaires à des implants hypothalamiques de sels radioluminescents de différentes longueurs d'onde. *J. Physiol.*, *72*, *111A*.

OLIVER, J. and BAYLÉ, J.D. (1977). Preoptic multiunit activity correlates of the photosexual reflex in quail. *Neuroscience Letters*, *6*, *317-322*.

OLIVER, J., BOUILLÉ, C., HERBUTÉ, S. and BAYLÉ, J.D. (1977a). Horseradish peroxidase study of intact or deafferented infundibular complex in *Coturnix* quail. *Neuroscience*, *2*, *989-996*.

OLIVER, J., BOUILLÉ, C., HERBUTÉ, S. and BAYLÉ, J.D. (1978a). Retrograde transport of horseradish peroxidase from the preoptic-anterior hypothalamic region to retinal ganglion cells in quail. *Neuroscience Letters*, *9*, *291-295*.

OLIVER, J., HERBUTÉ, S. et BAYLÉ, J.D. (1973). Répercussions de la désafférentation hypothalamique combinée à la section des nerfs optiques sur le réflexe photosexuel chez la caille *(Coturnix coturnix japonica)*. *C. R. Acad. Sci.*, *277*, *2021-2024*.

OLIVER, J. , HERBUTÉ, S. and BAYLÉ, J.D. (1977b). Testicular response to photostimulation by radioluminous implants in the deafferented hypothalamus of quail. *J. Physiol.*, *73*, *685-691*.

OLIVER, J., HERBUTÉ, S. et BAYLÉ, J.D. (1978b). Etude du rôle joué par le complexe infundibulaire et ses afférences nerveuses dans le réflexe photosexuel chez la caille. *C.R. Acad. Sci.*, *287*, *825-827*.

OLIVER, J., JALLAGEAS, M. and BAYLÉ, J.D. (1979). Plasma testosterone and LH levels in quail bearing hypothalamic lesions or radioluminous implants. *Neuroendocrinology*, *28*, *114-122*.

OOKAWA, T. (1970). Some observations on behavior and reproductive organs in blinded chickens. *Poultry Sci.*, *49*, *1531-1534*.

OPEL, H. (1963). Delay in ovulation in the hen following stimulation of the preoptic brain. *Proc. Soc. exp. Biol. Med.*, *113*, *488-492*.

OPEL, H. and FRAPS, R.M. (1961). Blockade of gonadotrophin release for ovulation in the hen following stimulation with stainless steel electrodes. *Proc. Soc. exp. Biol. Med.*, *108*, *291-296*.

PARKER, D.M. and DELIUS, J.D. (1972). Visual evoked potentials in the forebrain of the pigeon. *Exp. Brain Res.*, *14*, *198-209*.

PENGELLEY , E.T. and KELLY, K.H. (1966). A "circanian" rhythm in hibernating species of the genus *Citellus* with observations on their physiological evolution. *Comp. Biochem. Physiol.*, *19*, 603-617.

RALPH, C.L. (1959). Some effects of hypothalamic lesions on gonadotrophin release in the hen. *Anat. Rec.*, *134*, 411-431.

RALPH, C.L. and FRAPS, R.M. (1959a). Long-term effects of diencephalic lesions on the ovary of the hen. *Amer. J. Physiol.*, *197*, 1279-1283.

RALPH, C.L. and FRAPS, R.M. (1959b). Effect of hypothalamic lesions on progesterone induced ovulation in the hen. *Endocrinology*, *65*, 819-824.

RALSTON, H.J. and SHARP, P.V. (1973). The identification of thalamocortical relay cells in the adult cat by means of retrograde axonal transport of horseradish peroxidase. *Brain Res.* *62*, 273-278.

RAMADE, F. (1972). Premiers éléments d'un atlas stéréotaxique de l'encéphale de la caille *(Coturnix coturnix japonica)*. *D.E.A. Physiologie Animale, Montpellier.*

RAMADE, F. (1973). Repérage stéréotaxique et topographie de l'encéphale de la caille. *Thèse de Spécialité, Montpellier, pp. 45.*

RAVONA, H., SNAPIR, N. and PEREK, M. (1973). The effect on the gonadal axis in cockerels of electrolytic lesions in various regions of the basal hypothalamus. *Gen. comp. Endocr.* , *20*, 112-124.

REVZIN, A.M. (1967). Flash evoked unit response patterns in the diencephalon of the pigeon. *Fed. Proc.*, *26*, 2238.

RICHARD, Ph., FREUND-MERCIER, M.J. et MOOS, F. (1978). Les neurones hypothalamiques ayant une fonction endocrine. Identification, localisation, caractéristiques électrophysiologiques et contrôle hormonal. *J. Physiol.*, *74*, 61-112.

RIDDLE, O. (1931). Studies in the physiology of reproduction in birds. XXIX. Season of origin as determiner of age at which birds become sexually mature. *Amer. J. Physiol.*, *97*, 581-587.

RIVALORA, M.A., SNIPES, C.A. and MIGEON, C.J. (1968). Concentration of androgens in systemic plasma of rats, guinea pigs, salamanders and pigeons. *Endocrinology*, *82*, 115-121.

ROWAN, W.M. (1925). Relation of light to bird migration and developmental changes. *Nature*, *115*, 494.

RUDEBECK, B. (1945). Contribution to forebrain morphology in dipnoi. *Acta Zool.*, *26*, 9.

SAWYER, Ch. H. (1969). Regulatory mechanisms of secretion of gonadotrophic hormones. *In : "The hypothalamus", W. Haymaker, E. Anderson and W.J.H. Nauta, eds., Springfield, Ill.,Charles C.T. Thomas, 389-430.*

SAYLER, A. and WOLFSON, A. (1968). Role of the eyes and superior cervical ganglia on the effects of light on the pineal and gonads of the Japanese quail. *Arch. Anat. Histol. Embryol.*,*51*, 614-626.

SHARP, P.J. and FOLLETT, B.K. (1968). The distribution of monoamines in the hypothalamus of the Japanese quail, *Coturnix coturnix japonica*. *Z. Zellforsch.*,*90*, 245-262.

SHARP, P.J. and FOLLETT, B.K. (1969). The effect of hypothalamic lesions on gonadotrophin release in Japanese quail *(Coturnix coturnix japonica)*. *Neuroendocrinology*, *5*, 205-218.

SIOPES, T.D. and WILSON, W.O. (1974). Extraocular modification of photoreception in intact and pinealectomized *Coturnix*. *Poultry Sci.*, *53* 2035-2041.

SNAPIR, N., LEPKOVSKY, S., RAVONA, H. and PEREK, M. (1974). Plasma testosterone in functionally castrated cockerels with hypothalamic lesions. *Br. Poult. Sci.*, *15*, 441-448.

SNAPIR, N., NIR, I., FURUTA, F. and LEPKOVSKY, S. (1969). Effect of administrated testosterone propionate on cocks functionally castrated by hypothalamic lesions. *Endocrinology*, *84*, 611-618.

SNAPIR, N., RAVONA, H. and PEREK, M. (1973). Effect of electrolytic lesions in various regions of the basal hypothalamus in white-Leghorn cockerels upon food intake, obesity, blood plasma triglycerides and proteins. *Poultry Sci.*, *52*, 629-636.

STETSON, M.H. (1969). The role of the median eminence in control of photoperiodically induced testicular growth in the white-crowned sparrow *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *Z. Zellforsch.* , *93*, 369-394.

STETSON, M.H. (1971). Neuroendocrine control of photoperiodically induced fat deposition in white-crowned sparrow. *J. exp. Zool.*, *176*, 409-413.

TANAKA, K., MATHER, F.B., WILSON, W.O. and Mc FARLAND, L.Z. (1965). Effect of photoperiods on early growth, on gonads and on potency of gonadotropins in *Coturnix*. *Poultry Sci.*, *44*, 662-665.

TEMPLE, S.A. (1974). Plasma testosterone titers during the annual reproductive cycle of starlings *(Sturnus vulgaris)*. *Gen. comp. Endocrinol.*, *22*, 470-479.

TISCHNER, K.X. and HIRSCHBERGER, W. (1977). Fine structure of the "Wulst" region of the domestic fowl in organotypic cultures. *Cell. Tiss. Res.*, *182*, 205-213.

UNDERWOOD, H. and MENAKER, M. (1970). Photoperiodically significant photoreception in sparrows. Is the retina involved ? *Science*, *167*, 298-301.

UNDERWOOD, H. and MENAKER, M. (1971). Photoreception in sparrows. *Science*, *172*, 293-294.

VANEGAS, H., HOLLÄNDER, H. and DISTEL, H. (1978). Early stages of uptake and transport of horseradish-peroxidase by cortical structures, and its use for the study of local neurons and their processes. *J. comp. Neur.*, *177*, 193-212.

van OORDT, G.J. and DAMSTÉ, P.H. (1939). Experimental modification of the sexual cycle and moult of the greenfinch. *Act. Brév. Neerl.*, *9*, 140-143.

van TIENHOVEN, A. (1969). The nervous system of birds : a review. *Poultry Sci.*, *48*, 10-16.

van TIENHOVEN, A. (1970). Neurophysiological approach to photosexual relationships in birds. *In J. Benoit et I. Assenmacher (eds), La Photoregulation de la reproduction chez les Oiseaux et les Mammifères, C.N.R.S. n° 172, Paris, pp. 259-280.*

van TIENHOVEN, A. and JUHASZ, L.P. (1962). The chicken telencephalon, diencephalon and mesencephalon in stereotaxic coordinates. *J. comp. Neurol.*, *118*, 185-197.

VAUGIEN, L. (1945). Sur les facteurs du comportement reproducteur du serin (*Serinus canarius L.*). *C.R. Acad. Sci.*, *21*, 188.

VAUGIEN, L. (1948). Recherches biologiques et expérimentales sur le cycle reproducteur et la mue des Oiseaux Passeriformes. *Bull. Biol. France - Belgique*, *82*, 166-213.

VAUGIEN, L. (1950). Régression testiculaire provoquée chez la perruche ondulée. *Arch. orig. centre Docum.*, *313*, *in 4°*, *6 pages*.

VIGH, B. (1971). Das Paraventrikularorgan und das zirkumventrikuläre System des Gehirns. *Stud. Biol. Acad. Sci. Hung.*, 10, 1-149 (J. Szentagothai, Hrsg.) Budapest : Akadémiai Kiadó.

WADA, M. (1974). Blockade of photoperiodically induced testicular growth by hypothalamic deafferentation in Japanese quail *(Coturnix coturnix japonica)*. *Gen. comp. Endocr.*, 24, 113-120.

WELLS, L.J. and ZALESKY, M. (1940). Effects of low environmental temperatures on the reproductive organs of male mammals with annual aspermia. *Amer. J. Anat.*, 66, 429-447.

WENDT, R.H. and ADEY, W.R. (1960). A study of evoked activity in the hypothalamus. *Anat. Rec.*, 136, 301.

WILSON, F.E. (1967). The tubero-infundibular system : a component of the photoperiodic control mechanisms of the white-crowned sparrow *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *Z. Zellforsch. mikr. Anat.*, 82, 1-24.

WILSON, F.E. and FARNER, D.S. (1965). Effect of hypothalamic lesions on testicular growth. *Feder. Proc.*, 24, 129.

WILSON, F.E. and HANDS, G.R. (1968). Hypothalamic neurosecretion and photo-induced testicular growth in the tree sparrow, *Spizella arborea*. *Z. Zellforsch. mikr. Anat.*, 89, 303-319.

WILSON, W.O., ABPLANALP, H. and ARRINGTON,L. (1962). Sexual development of *Coturnix* as affected by changes in photoperiods. *Poultry Sci.*, 41, 18-22.

WITSCHI, E. (1935). Seasonal sex characters in birds and their hormonal control. *Wilson Bull.*, 47, 177-188.

WOLBARSHT, M.L., Mc NICHOL, E.F. and WAGNER, H.G. (1960). Glass-insulated platinum microelectrode. *Science*, 132, 1309-1310.

YOKOYAMA, K. and FARNER, D.S. (1976). Photoperiodic responses in bilaterally enucleated female white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *Gen. comp. Endocr.*, 30, 528-533.

YOKOYAMA, K., OKSCHE, A., DARDEN, T.R. and FARNER, D.S. (1978). The sites of encephalic photoreception in photoperiodic induction of the growth of the testes in the white-crowned sparrow, *Zonotrichia leucophrys gambelii*. *Cell. Tiss. Res.*, 189, 441-467.